UNTERSUCHUNGEN ZUR BIOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER ZECKE DERMACENTOR RETICULATUS (FABRICIUS, 1794) (IXODIDAE) IN EINEM ENDEMISCHEN VORKOMMENSGEBIET.

Inauguraldissertation
zur
Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von
Rolf M. Immler
von Basel

1971

Basel 1973

Fotorotar AG, Zürich

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der

Herren Professoren A. Aeschlimann und T.A. Freyvogel.

Basel, den 23. November 1971

Prof. Dr. H. P. Laubscher
Dekan

Separatabdruck aus «Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft», Vol. 46, Heft 1, 1973.

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
Band 46 (1973) Hefte 1-2

UNTERSUCHUNGEN ZUR BIOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER ZECKE DERMACENTOR RETICULATUS (FABRICIUS, 1794) (IXODIDAE) IN EINEM ENDEMISCHEN VORKOMMENSGEBIET.

ROLF M. IMMLER
Schweizerisches Tropeninstitut, 4051 Basel

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung
2. Dermacentor reticulatus (FABRICIUS, 1794)
   2.1. Systematik
   2.2. Morphologie
      2.2.1. Allgemeine Bemerkungen und Methoden
      2.2.2. Morphologische Beschreibung
      2.2.3. Bestimmungsschlüssel
   2.3. Biologische Charakterisierung
   2.4. Verbreitungsgebiet
   2.5. Epidemiologische Bedeutung
3. Zucht
   3.1. Zuchtmethoden
      3.1.1. Haltung der Zecken im Laboratorium
      3.1.2. Blutmahlzeit
   3.2. Entwicklung
      3.2.1. Entwicklungsdauer von D. reticulatus unter Laboratoriumsbedingungen
      3.2.2. Die Bedeutung der Kopulation
      3.2.3. Entwicklungsrate und Sexualindex
      3.2.4. Lebensdauer (Longevität)
   3.3. Besprechung von Kapitel 3
4. Das Untersuchungsgebiet
   4.1. Geographische Lage
   4.2. Klima
   4.3. Bodenbeschaffenheit (edaphische Verhältnisse)
   4.4. Vegetation
   4.5. Wirbeltierfauna
5. Feld- und Laboratoriumsuntersuchungen über die Imagines von D. reticulatus
   5.1. Verbreitung
      5.1.1. Methoden
      5.1.2. Vorkommensgebiet
   5.2. Jahreszeitliches Auftreten
      5.2.1. Methoden
      5.2.2. Saisonale Aktivität
      5.2.3. Überwinterung und Übersommerung
   5.3. Verhalten
      5.3.1. Methoden
      5.3.2. Wartehöhe
      5.3.3. Warteposition
      5.3.4. Kletterverhalten

5.3.5. Aktivität
5.3.6. Aktivitätsbereich
5.4. Bestimmung des eigentlichen Lebensraumes
5.4.1. Methoden
5.4.2. Botanische Aufnahmen
5.4.3. Eigentlicher Lebensraum oder Monotop
5.5. Besprechung von Kapitel 5
6. Felduntersuchungen über Larven und Nymphen von D. reticulatus
6.1. Methoden
6.2. Saisonales Auftreten der Larven und Nymphen
6.3. Wirtsspezifität
6.4. Prädilektionsstellen
6.5. Besprechung von Kapitel 6
Zusammenfassung, Résumé, Summary
Literaturverzeichnis

1. EINLEITUNG

PAVLOVSKYS Naturherdtheorie (1939, in PAVLOVSKY, 1963) hat in der acarologischen Forschung das Interesse an ökologischen Untersuchungen geweckt. Das Verhältnis Parasit–Biotop ist von entscheidender Bedeutung in der Epidemiologie der durch Zecken und Milben übertragenen Krankheitserreger. Die Zuordnung des Verbreitungsgebietes eines Überträgers zu einer bioklimatischen Zone oder zu einem bestimmten Vegetationstypus erlaubt Voraussagen über potentielle Naturherdgebiete. Entwicklung und Verhalten des Überträgers werden beeinflusst vom komplexen Ökosystem, den biotischen (Wirtstiere, Vegetation) und abiotischen (Klima, Boden) Umweltfaktoren, seines Lebensraumes. Die Umweltseinflüsse sind nicht konstante, unabhängige Grössen, sondern bestimmen in ihrer Gesamtheit, in ihren «quantitativen und qualitativen Kombinationen» (CERNY, 1957a) den Biotop, bzw. die darin mögliche Biozönose (Lebensgemeinschaft).

Für die meisten Zeckenarten sind nur einzelne Aspekte ihres Ökosystems genauer untersucht worden. Eine umfassende Analyse des ökologischen Komplexes, welcher Vorkommen, Aktivität und Entwicklung bestimmt, existiert für *Ixodes ricinus* im englischen Verbreitungsgebiet durch die Arbeiten von MACLEOD (1932, 1934, 1935a, 1935b, 1936), MILNE (1944, 1945a, 1945b, 1947a, 1947b, 1949, 1950a, 1950b) und EDWARDS & ARTHUR (1947). Die Beobachtungen von LEES (1948) und LEES & MILNE (1951) über das Verhalten dieser Zeckenart unter natürlichen und experimentellen Bedingungen vervollständigen diesen Studienkomplex. Spezielle Untersuchungen zur Ökologie von *I. ricinus* sind in Herdgebieten von Neurovirus-Infektionen des Menschen durchgeführt worden (NEGROBOV et al., 1965).

Für die beiden europäischen *Dermacentor*-Arten sind ökologische Aspekte ihrer Verbreitung in tschechischen Vorkommensgebieten untersucht worden *(D. marginatus:* MACICKA, ROSICKY & CERNY, 1955; *D. pictus (D. reticulatus):* MACICKA, NOSEK & ROSICKY, 1956).

Beobachtungen von HARLEY (1966) zeigen die Abhängigkeit der nichtparasitischen Stadien, d.h. der freilebenden Larven von *Boophilus microplus* von meteorologischen Faktoren in klimatisch verschiedenen Zonen. In einer Arbeit über die Verbreitung verschiedener *Dermacentor*-Arten beschreibt WILKINSON (1967) deren «biogeoklimatische» Abhängigkeit.

Neuere Arbeiten beschäftigen sich vorwiegend mit der Ökologie epidemiologisch wichtiger Zeckenarten, beispielsweise den Vektoren des «Rocky Mountain Spotted Fever» (SONENSHINE et al., 1966; BURGDORFER, 1969) und des «Colorado Tick Fever Virus» (CLARK et al., 1970).

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der Bionomie der Zecke *Dermacentor reticulatus* (FABRICIUS, 1794) in einem endemischen Vorkommensgebiet. Anhand von Untersuchungen im Biotop und im Laboratorium sind ökologische und biologische Aspekte des Vorkommens, der Aktivität, des Verhaltens und der Entwicklung dieser Zeckenart studiert worden.

An dieser Stelle möchte ich meinen verehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. A. Aeschlimann und Herrn Prof. Dr. R. Geigy, für ihre Anregungen und ihr stetes Interesse an meiner Arbeit, sowie für den Arbeitsplatz am Schweizerischen Tropeninstitut herzlich danken. Ausserdem spreche ich Herrn C. Heitz für seine wertvolle Mitarbeit bei der Beurteilung des Biotops und für die botanischen Aufnahmen meinen herzlichen Dank aus. Schliesslich danke ich allen meinen Freunden und Kollegen, die mir im Laufe dieser Arbeit in irgendeiner Weise behilflich waren, insbesondere Herrn Dr. M. Wall für die Beratung bei statistischen Problemen.

UNIV. LEIDEN BIBL.

2. DERMACENTOR RETICULATUS (FABRICIUS, 1794)

2.1. Systematik

Taxonomie ist die Grundlage jeder biologischen Studie. In besonderem Masse sind Kenntnisse der systematischen Stellung der zu untersuchenden Arten wichtig für ökologische Untersuchungen, deren Ziele eines sein kann, die biogeoklimatische Verbreitung dieser Arten zu erfassen.

Die Fundorte der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Zeckenart liegen grösstenteils isoliert voneinander in einem sehr weiten geographischen Raum. Ein solches insulares Vorkommen bedingt für die Aufstellung einer Verbreitungskarte eine besonders sorgfältige Abklärung über die taxonomische Identität der in der Literatur enthaltenen Daten.

Die Gattung *Dermacentor* (KOCH, 1844) umfasst nach neuesten systematischen Einteilungen nur noch die Vertreter der früheren Untergattung *Dermacentor s. str.* der paläarktischen und nearktischen Regionen (MOREL, 1969). Die tropischen Arten bilden zwei selbständige Gattungen: *Amblyocentor* in der äthiopischen Region und *Indocentor* in Ost- und Südostasien.

Innerhalb der Gruppe der europäischen *Dermacentor*-Arten haben die Verwendung falscher Bezeichnungen und die Aufstellung ungültiger Synonymien zu einer beträchtlichen Verwirrung geführt. Verschiedene Autoren (SCHULZE, 1929 & 1933; ENIGK, 1947; ROMAN & SICART, 1957 und MOREL, unpubl. *) haben bereits auf dieses Problem hingewiesen, jedoch sind die Belege für die Wahl der jeweiligen Artnamen meist sehr widersprüchlich.

Ein Vergleich der Erstbeschreibung der in Frage kommenden Spezies kann am ehesten zur Lösung des Nomenklaturproblems beitragen. Es lässt sich eindeutig feststellen, dass es sich bei dem von FABRICIUS (1794) beschriebenen *Acarus reticulatus* nicht, wie von SCHULZE (1929) interpretiert, um eine *Ixodes*-Nymphe, sondern um eine *Dermacentor*-Zecke handelt.

Daneben wird die von SULZER (1776) erstmals beschriebene Art *Acarus (Cynorhaestes) marginatus* von FABRICIUS bereits separat genannt. Beide Arten kommen in Frankreich vor («Habitat in Gallia»).

Bei LATREILLE (1804, in BUFFON) findet sich der Artname *Acarus reduvius* als Synonym zu dem von FABRICIUS aufgeführten *A. reticulatus.*

HERMANN (1804) nennt zwei Spezies, deren Beschreibung auf *Dermacentor*-Arten schliessen lässt: *Cynorhaestes reduvius* und *C. pictus.* Nach SCHULZE (1929) sind diese beiden Formen identisch *(D. reticulatus auct.).* Besonders interessant ist die Tatsache, dass das von HERMANN gesammelte Material aus dem elsässischen Überschwemmungsgebiet des Rheins stammt, d.h. aus dem gleichen Gebiet, in welchem die vorliegenden Untersuchungen durchgeführt worden sind.

Auf Grund der Beschreibungen darf angenommen werden, dass es sich bei *Acarus reticulatus, A. reduvius* und *Cynorhaestes reduvius,* bzw. *pictus* um ein und dieselbe Art handelt. Aus Prioritätsgründen muss somit der Artname *reticulatus* (FABRICIUS, 1794) übernommen werden.

Die Bezeichnung *Dermacentor reticulatus* wird erstmals von KOCH (1844), für die als Genotypus der Gattung *Dermacentor* verwendete Art, erwähnt.

* Unpubliziert. Diese Arbeit liegt als Manuskript vor, von dem nur ein Teil publiziert worden ist (s. MOREL, 1969).

2.2. Morphologie

2.2.1. Allgemeine Bemerkungen und Methoden

Die im folgenden wiedergegebenen morphologischen Beschreibungen der verschiedenen Entwicklungsstadien von *D. reticulatus* beruhen auf dem im untersuchten endemischen Vorkommensgebiet gesammelten Material.

Neben dem rein deskriptiven Teil versuchte ich, auf Grund zahlreicher Mess-Serien, die morphologische Streuung innerhalb der untersuchten Population zu ermitteln.

Die Imagines werden in 4% Formol fixiert und vor dem Ausmessen jeweils auf Filterpapier getrocknet. Die Präimaginalstadien (Material aus Zucht) müssen zur besseren Messbarkeit nach Alkoholfixierung in Hoyer's Modified Fluid (SINGER, 1967) eingebettet werden.

Die Wahl der Messstrecken geht aus Abb. 1 hervor. Pro Stadium wurden 50 Exemplare ausgemessen. Die Messungen an den Imagines wurden mit einem WILD-Stereomikroskop M5 und einem WILD-Messokular (10×) durchgeführt. Für Larven und Nymphen verwendete ich ein WILD-Mikroskop M11 und ein REICHERT-Messokular (6,3×). Mittelwert, grösster und kleinster Stichprobenwert, Standardabweichung und Variabilitätskoeffizient der gewonnenen Daten sind kapitelweise tabellarisch zusammengestellt (s. Tabellen 1–4).

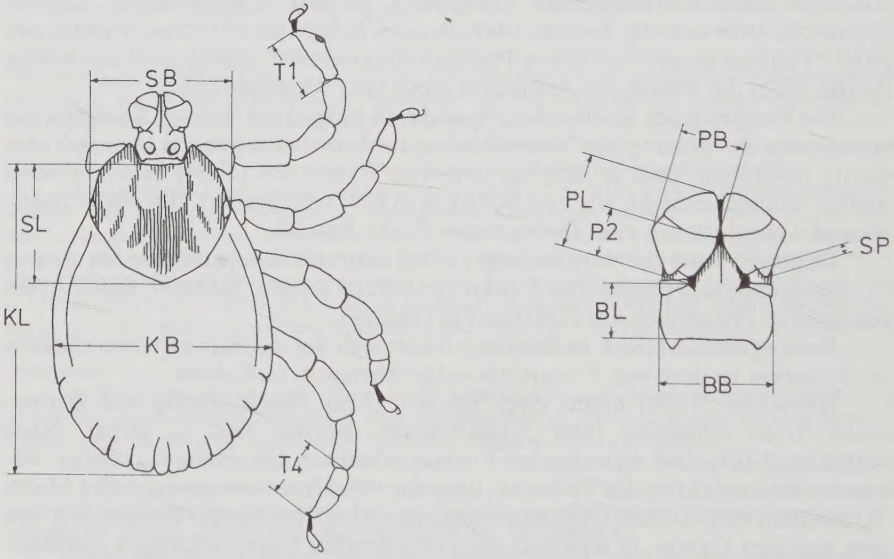

Abb. 1. Messstrecken (s. Tabellen 1–4). Zecke dorsal und Capitulum dorsal
KL Körperlänge
KB Körperbreite
SL Länge des Scutums
SB Breite des Scutums (♂: Breite auf Augenhöhe)
BL Länge der Basis capituli
BB Breite der Basis capituli
PL Länge der Palpen
PB Breite der Palpen
P2 Länge des zweiten Palpengliedes
SP Länge des Palpensporns (bei ♂)
T1 Länge des ersten Tarsus
T4 Länge des vierten Tarsus (bei Larven: T3)

Leider ist es nicht möglich, die gemessenen, bzw. berechneten Werte mit Angaben anderer Autoren zu vergleichen. Wohl finden sich beispielsweise bei POMERANTSEV (1950), ARTHUR (1960) oder BABOS (1964) die entsprechenden Grössenangaben. Es fehlen jedoch die für einen Vergleich nötigen Hinweise über Anzahl der Messungen und deren Streuung, sowie Angaben über die Art der Messungen, d.h. über die Wahl der Messstrecken. METIANU (1951) erwähnt eine morphologische Abweichung seiner in Rumänien gefundenen Exemplare von der klassischen Beschreibung, nämlich die viel schwächere Ausbildung des dorsalen Sporns am zweiten Palpenglied. Auch in dieser Beschreibung fehlen die Messwerte.

POMERANTSEV (1950) betrachtet *D. reticulatus (D. pictus)* allerdings als morphologisch ausserordentlich konstante Art («... remarkable uniformity of characters»), wenn von Färbungs- und Körpergrössenvariationen abgesehen wird. Nach einem Vergleich meiner Exemplare mit Tieren aus verschiedenen, zum Teil sehr umfangreichen Sammlungen kann ich diese Ansicht von POMERANTSEV bestätigen.*

Eine hohe morphologische Konstanz zeigt die Form des Peritremas. Abgesehen von der Grösse, die sich nach der Körpergrösse der Zecke richtet, können keine Variationen festgestellt werden. Die Annahme von STILES (1910), dass das Peritrema als wichtiges taxonomisches Merkmal innerhalb der Gattung *Dermacentor* verwendet werden kann, ist also durchaus gültig.

Erwartungsgemäss zeigt sich auch chaetotaxonomisch eine starke Uniformität der untersuchten Zecken aus verschiedenen Vorkommensgebieten. Borsten, insbesondere auf Capitulum und Beinen, dürften als physiologisch bedingte Sensillen weitgehend genetisch determiniert sein.

2.2.2. Morphologische Beschreibung

Männchen (s. Abb. 2 u. 3)

Körper. Der länglich-ovale Körper verjüngt sich stark im vorderen Drittel und endet in den grossen, stumpfen Scapulae. Die auffällige, netzförmige Zeichnung des Scutums zeigt wohl gewisse Variationen, lässt sich jedoch bei allen untersuchten Exemplaren auf ein einheitliches Grundschema zurückführen. Die Tüpfelung der Schildoberfläche besteht einerseits aus zahlreichen feinen, oberflächlichen Punkten und andererseits aus wenigen, grösseren Vertiefungen. Die Augen liegen randständig auf der Höhe des zweiten Beinpaares und sind sehr flach. Die halbmondförmigen Cervikalfurchen enden in ausgeprägten, ovalen Vertiefungen. Die Marginalfurchen werden durch die Schildmusterung deutlich hervorgehoben und gehen caudal in die Festons über. Ventral wird die Reihe der Festons, deren mediales (Parma) auffallend schmal ist, durch kommaförmige Peritremata abgeschlossen. Das Peritrema trägt eine längliche, schräg gestellte Macula. Der Rand seines stumpfen dorsalen Fortsatzes hat keine chitinöse Verdickung.

* Für die mir freundlicherweise zur Verfügung gestellten Sammlungen möchte ich folgenden Herren und Instituten meinen herzlichen Dank aussprechen: Dr. J.-C. Beaucournu, Laboratoire de Parasitologie, Rennes; Dr. V. Cerny, Parasitologicky ustav CSAV, Prag; Dr. J. Cooreman, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles; Prof. Dr. K. Enigk, Institut für Parasitologie und vet.-med. Zoologie, Hannover; Dr. B. Gilot, Laboratoire de Parasitologie, Grenoble; Dr. M. P. Grenier, Institut Pasteur, Paris; Dr. H. Hoogstraal, Naval Medical Research Unit No. 3, Kairo, Dr. P. C. Morel, Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux, Maisons-Alfort; Dr. H. Nemenz, II. Zoologisches Institut, Wien; Prof. Dr. G. Senevet, Institut de Parasitologie, Paris.

Tabelle 1

Messwerte der Männchen von D. reticulatus

	$\bar{x}$	Min.	Max.	s	v (in %)
KL	3,62 mm	2,99 mm	4,42 mm	289 µ	8,0
KB	2,57 mm	2,14 mm	3,05 mm	172 µ	6,8
SB	1,61 mm	1,30 mm	2,14 mm	107 µ	6,6
BL	281 µ	264 µ	310 µ	15 µ	5,3
BB	405 µ	357 µ	450 µ	28 µ	6,8
PL	376 µ	357 µ	403 µ	16 µ	4,2
PB	303 µ	287 µ	310 µ	10 µ	3,1
P2	177 µ	163 µ	202 µ	12 µ	6,9
SP	96 µ	78 µ	109 µ	40 µ	41,4
T1	589 µ	558 µ	635 µ	52 µ	3,6
T4	534 µ	496 µ	589 µ	14 µ	5,1

$\bar{x}$ Mittelwert
Min. Kleinster gemessener Wert
Max. Grösster gemessener Wert
s Standardabweichung
v Variationskoeffizient
Erklärung der übrigen Abkürzungen in Abb. 1.

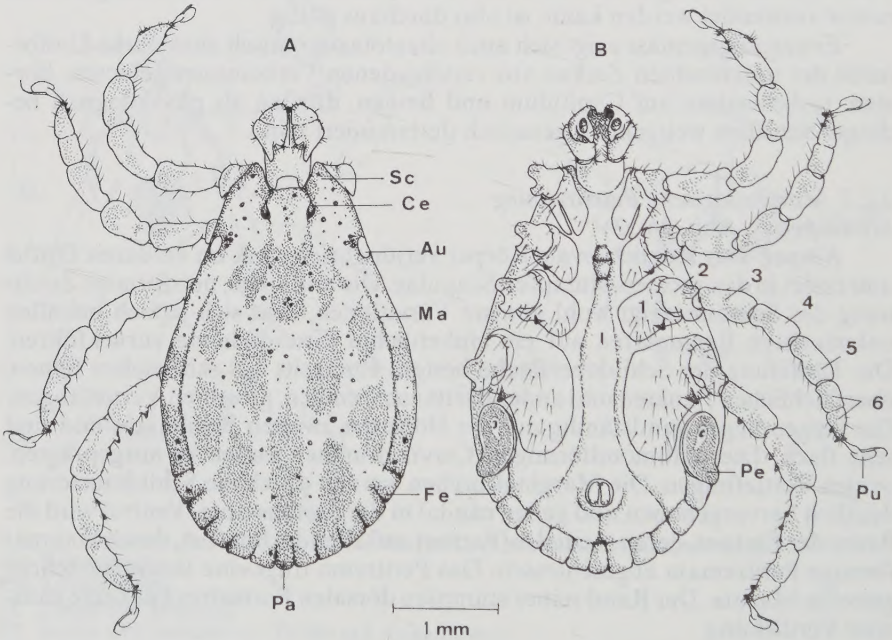

Abb. 2. Männchen von *D. reticulatus* A dorsale Ansicht, B ventrale Ansicht

Sc	Scapula	1	Coxa
Ce	Cervikalfurche	2	Trochanter
Au	Auge	3	Femur
Ma	Marginalfurche	4	Patella
Fe	Feston	5	Tibia
Pa	Parma (mittleres Feston)	6	Tarsus
Pe	Peritrema	Pu	Pulvillus

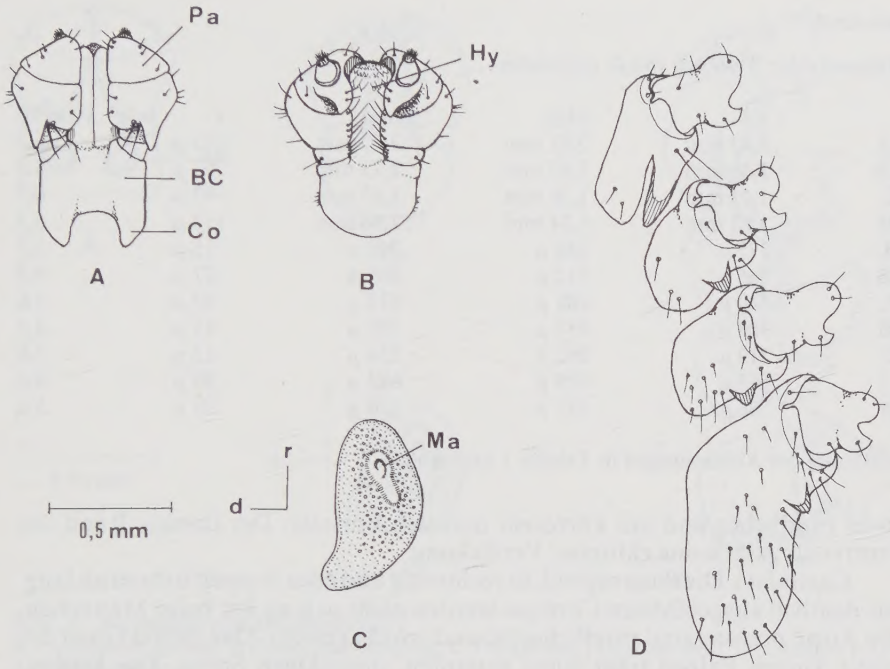

Abb. 3. Männchen von *D. reticulatus*
A Capitulum dorsal, B Capitulum ventral, C Peritrema, D Coxae und Trochanter I–IV

Pa Palpus	Ma Macula
BC Basis capituli	r rostral
Co Cornua	d dorsal
Hy Hypostom	

Capitulum. Die Basis capituli ist annähernd quadratisch und trägt mächtig entwickelte, stumpfe Cornuae. Die Palpen sind eckig und gedrungen; am zweiten Palpenglied sitzt ein kräftiger, caudal gerichteter, spitzer Sporn. Die Bezahnung des keulenförmigen Hypostoms ist 3/3.

Beine. Die Beine, insbesondere das vierte Paar, sind sehr kräftig. Die Coxa I trägt zwei lange Sporne und erscheint dadurch gespalten; die Coxae II–IV tragen relativ lange, caudal gerichtete Dornen. Die sehr grossflächige Coxa IV ist caudal stark verbreitert und mit zahlreichen Borsten besetzt. Am Trochanter I findet sich dorsal ein dreieckiger Fortsatz. Neben den Dornen am distalen Ende der Tarsen finden sich ähnliche Fortsätze an den Ventralflächen der anderen Beinglieder, besonders deutlich am vierten Beinpaar (Femur und Tibia).

Weibchen (s. Abb. 4 u. 5)

Körper. Die Körperform gleicht derjenigen des Männchens. Das Scutum ist rundlich-oval bis oktagonal und zeigt die grösste Breite auf der Höhe der Augen. Die Schildzeichnung stimmt in ihrer Grundstruktur mit dem entsprechenden Abschnitt des männlichen Scutums überein, ebenso die zwei verschiedenen Punktierungen. Das Peritrema ist in der Form ähnlich wie beim Männchen, aber

Tabelle 2

Messwerte der Weibchen von D. reticulatus

	$\bar{x}$	Min.	Max.	s	v (in %)
KL	3,42 mm	2,92 mm	3,77 mm	215 μ	6,3
KB	2,36 mm	1,95 mm	2,73 mm	203 μ	8,6
SL	1,47 mm	1,28 mm	1,63 mm	93 μ	6,3
SB	1,63 mm	1,34 mm	1,86 mm	112 μ	6,9
BL	273 μ	248 μ	310 μ	15 μ	5,5
BB	556 μ	512 μ	605 μ	27 μ	4,9
PL	440 μ	388 μ	473 μ	20 μ	4,6
PB	308 μ	287 μ	326 μ	13 μ	4,2
P2	219 μ	202 μ	233 μ	12 μ	5,6
T1	645 μ	589 μ	682 μ	30 μ	4,6
T4	586 μ	527 μ	620 μ	33 μ	5,6

Erklärung der Abkürzungen in Tabelle 1 und Abb. 1.

etwas rundlicher und mit kürzerem dorsalen Fortsatz. Der dorsale Rand des Peritremas zeigt keine chitinöse Verdickung.

Capitulum. Die Basis capituli ist rechteckig und etwa doppelt so breit als lang. Die deutlich ausgebildeten Cornuae werden nicht so lang wie beim Männchen. Die Areae porosae sind rundlich-oval und schräg gestellt. Das zweite Glied der relativ kurzen Palpen trägt einen stumpfen, dreieckigen Sporn. Das keulenförmige Hypostom zeigt die gleiche Bezahnung wie beim Männchen.

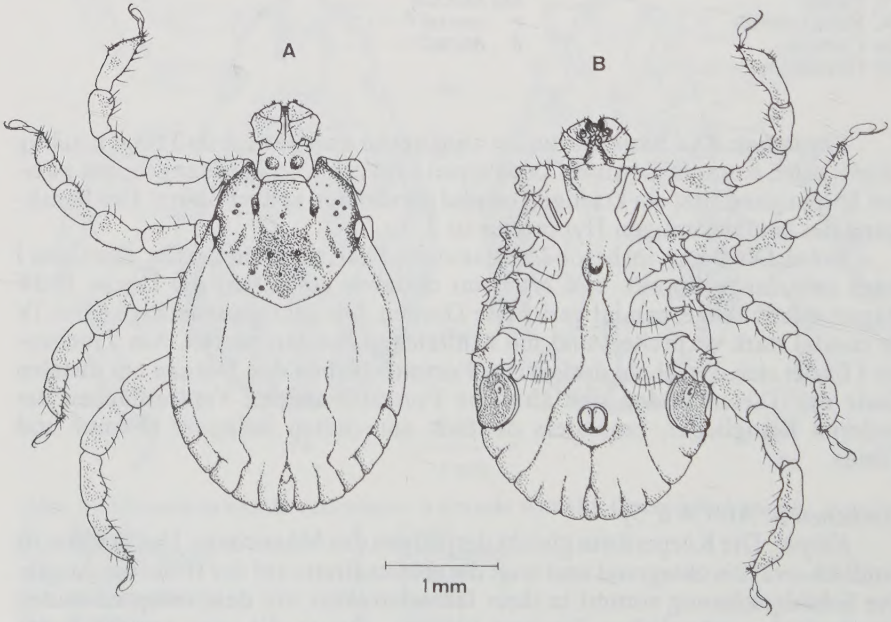

Abb. 4. Weibchen von *D. reticulatus*
A dorsale Ansicht, B ventrale Ansicht

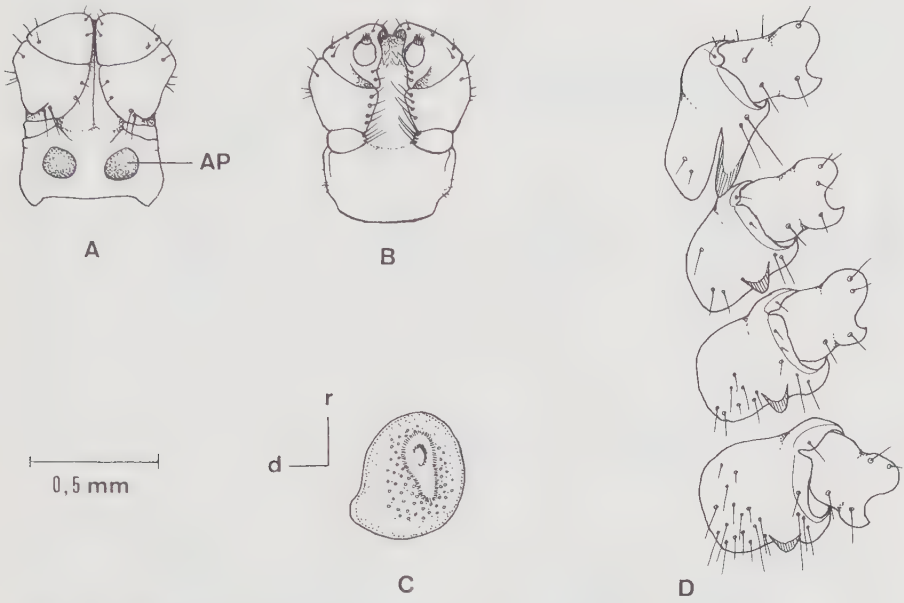

Abb. 5. Weibchen von *D. reticulatus*
A Capitulum dorsal, B Capitulum ventral, C Peritrema, D Coxae und Trochanter I–IV
AP Areae porosae
r rostral
d dorsal

Beine. Die Beine sind kräftig. Die Coxa I erscheint gespalten. Auf den Coxae II–IV sind die Dornen deutlich ausgebildet, aber kürzer als beim Männchen. Der Trochanter I ist mit einem dreieckigen dorsalen Fortsatz versehen. An den Ventralflächen der Beine finden sich nur äusserst rudimentär ausgebildete, dornförmige Fortsätze, ausser den etwas stärkeren Dornen am distalen Ende der Tarsen.

Nymphe (s. Abb. 6 u. 7)

Körper. Der ovale, rostral verjüngte Körper trägt ein rundliches, auf der Höhe der Augen abgewinkeltes Scutum. Die Cervikalfurchen sind deutlich ausgebildet. Die Zahl der Scutalborsten, ein wichtiges taxonomisches Merkmal der Art, ist grösser als 40 (Cerny, 1957b). Das Peritrema ist rund mit exzentrischer Macula.

Capitulum. Die schmale Basis capituli läuft lateral in eine Spitze aus. Die Palpen sind schlank; das zweite Palpenglied ist nur wenig länger als das dritte (taxonomisches Merkmal; Cerny, 1957b). Für das von mir untersuchte Material beträgt das mittlere Verhältnis von Palpenglied II zu Palpenglied III 1,18:1. Die Bezahnung des zungenförmigen Hypostoms ist 3/3, 2/2.

Beine. Die Coxa I trägt am proximalen Ende zwei stumpfe, dornenförmige Fortsätze. Alle übrigen Coxen besitzen nur schwach ausgebildete, caudal gerichtete Dornen. Nach Reznik (1959) kann die Anzahl Borsten am caudalen Rand der Coxae als wichtiges taxonomisches Merkmal verwendet werden. Bei *D. reticulatus* finden sich auf Coxa II drei solcher Borsten, auf Coxa III vier,

Tabelle 3

Messwerte der Nymphen von D. reticulatus

	$\bar{x}$	Min.	Max.	s	v (in %)
KL	1020μ	921 μ	1131 μ	51,0 μ	5,0
KB	769μ	631 μ	894 μ	92,8 μ	12,1
SL	468μ	447 μ	487 μ	15,5 μ	3,3
SB	463μ	447 μ	487 μ	13,4 μ	2,9
BB	298μ	288 μ	309 μ	7,1 μ	2,4
PB	55μ	52 μ	57 μ	2,3 μ	4,3
PL	166μ	161 μ	173 μ	3,4 μ	2,1
P2	90μ	87 μ	93 μ	1,7 μ	1,8
T1	221μ	206 μ	237 μ	10,6 μ	4,8
T4	187μ	180 μ	196 μ	6,8 μ	3,6

Erklärung der Abkürzungen in Tabelle 1 und Abb. 1.

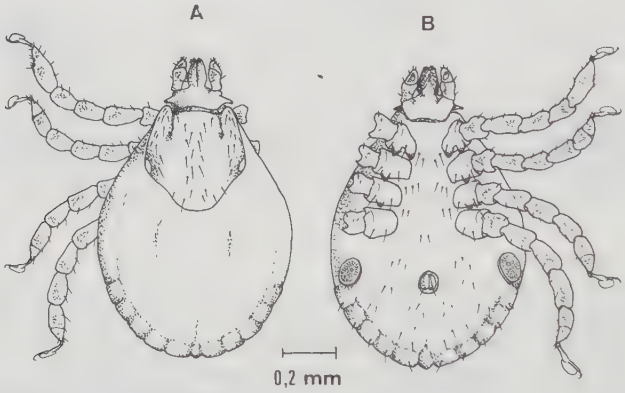

Abb. 6. Nymphe von *D. reticulatus*
A dorsale Ansicht, B ventrale Ansicht

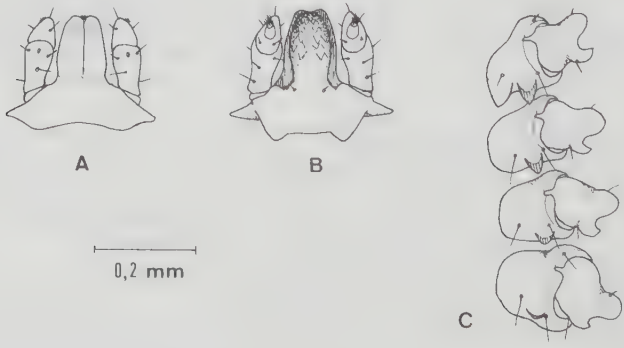

Abb. 7. Nymphe von *D. reticulatus*
A Capitulum dorsal, B Capitulum ventral, C Coxae und Trochanter I–IV

während bei *D. marginatus* alle Coxae mit drei solchen Borsten besetzt sind. Nach meinen Beobachtungen sind Abweichungen jedoch recht häufig anzutreffen, so dass dieses Merkmal für die Bestimmung der genannten Arten nur zusammen mit anderen taxonomischen Merkmalen beigezogen werden sollte (s. auch Bestimmungsschlüssel S. 13).

Larve (s. Abb. 8 u. 9)

Körper. Der Körper ist rundlich und ebenfalls rostral leicht verjüngt. Das Scutum ist breiter als lang und trägt drei Borstenpaare. Der caudale Rand des Scutums bildet hinter den Augen einen flachen, leicht gewellten Bogen. Die Cervikalfurchen sind nur schwach ausgebildet. Die Länge des postero-medianen Paares der Scutalborsten beträgt mehr als 40 μ (taxonomisches Merkmal; CERNY, 1957b).

Capitulum. Die Basis capituli ist breit und kurz, lateral spitz auslaufend. Die Palpen sind verhältnismässig kürzer und breiter als diejenigen der Nymphe. Auf den Palpen findet sich keine Dermalsensille (taxonomisches Merkmal; CERNY, 1957b). Die Bezahnung des Hypostoms ist 2/2.

Beine. Die Coxae I–III tragen am caudalen Rand nur schwach entwickelte, kurze Dornen. Eine von ALIPHANOV (1963) an Larven von *D. reticulatus* gefundene, taxonomisch wichtige Eigentümlichkeit des Tarsus I konnte ich an meinem Material ebenfalls beobachten. Die Tarsen I der von mir untersuchten Larven sind auf der Höhe des Haller'schen Organs nicht, wie bei *D. marginatus,* deutlich abgesetzt, sondern gleichmässig konisch auslaufend.

2.2.3. Bestimmungsschlüssel

Die Imagines von *D. reticulatus* lassen sich auf Grund des Sporns am zweiten Palpenglied sehr leicht von den übrigen *Dermacentor*-Arten unterscheiden. OLENEV (1931) nahm diese morphologische Besonderheit als Anlass zur Bildung der Untergattung *Dermacentorites.* Zur Unterscheidung von der zweiten europäischen *Dermacentor*-Art, *D. marginatus,* dienen zudem die bei dieser Art deutlich ausgebildeten, chitinösen Verdickungen des dorsalen Peritremarandes.

Tabelle 4

Messwerte der Larven von D. reticulatus

	$\bar{x}$	Min.	Max.	s	v (in %)
KL	514 μ	494 μ	525 μ	12,8 μ	2,5
KB	410 μ	402 μ	422 μ	9,9 μ	2,4
SL	223 μ	216 μ	237 μ	9,5 μ	4,2
SB	319 μ	309 μ	330 μ	9,3 μ	2,9
BB	167 μ	162 μ	170 μ	5,3 μ	3,1
PL	91 μ	87 μ	95 μ	4,2 μ	4,7
PB	41 μ	37 μ	42 μ	3,0 μ	7,5
T1	150 μ	144 μ	155 μ	4,4 μ	2,9
T3	133 μ	124 μ	134 μ	3,7 μ	2,8

Erklärung der Abkürzungen in Tabelle 1 und Abb. 1.

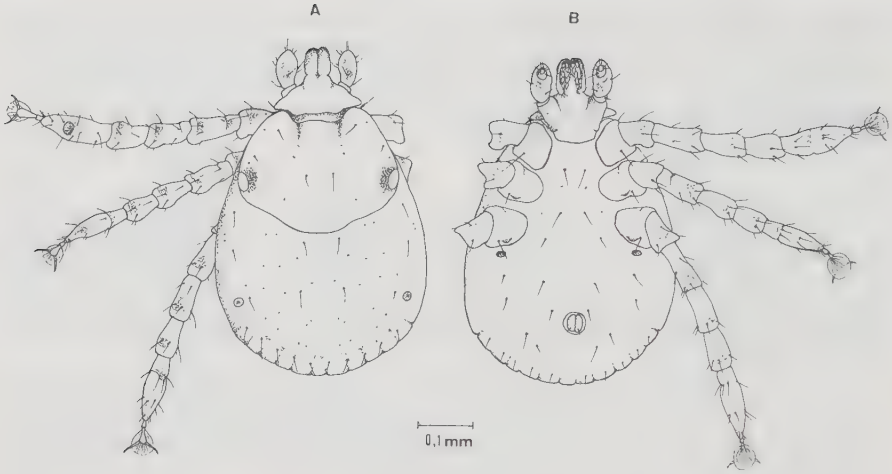

Abb. 8. Larve von *D. reticulatus*
A dorsale Ansicht, B ventrale Ansicht

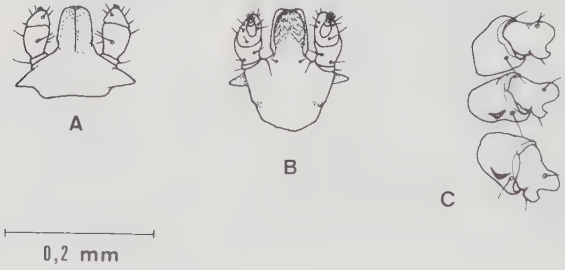

Abb. 9. Larve von *D. reticulatus*
A Capitulum dorsal, B Capitulum ventral, C Coxae und Trochanter I–III

Die Präimaginalstadien von *D. reticulatus* lassen sich von denjenigen von *D. marginatus* oft nicht eindeutig unterscheiden. Die verschiedenen hier aufgeführten Unterscheidungsmöglichkeiten sollten deshalb nicht einzeln zur Bestimmung verwendet werden; sie haben meist nur in ihrer Gesamtheit Gültigkeit. Neben den in den morphologischen Beschreibungen der Stadien angegebenen taxonomischen Merkmalen (s. Kap. 2.2.2.) müssen auch ökologische Angaben (Fundort, Biotop) für die Identifikation der beiden Arten beachtet werden (Reznik, 1956; Cerny, 1957b). Bei gut erhaltenen Exemplaren können auch Messungen für die Bestimmung nützlich sein, insbesondere bei Larven (Reznik; Cerny).

Die Bestimmung der beiden europäischen *Dermacentor*-Arten kann nach folgendem Schlüssel vorgenommen werden:

Imago

- Scutum mit weisser, netzförmiger Musterung auf braunem Grund. Augen vorhanden. Rostrum kurz. Palpensegment II mit dorsalem, caudal gerichtetem Sporn. Peritrema mit postero-dorsalem Fortsatz; ohne chitinöse Verdickung am dorsalen Rand . . . . . *reticulatus*
- Scutum mit weisser, netzförmiger Musterung auf braunem Grund. Augen vorhanden. Rostrum kurz. Palpensegment II ohne dorsalen Sporn. Peritrema mit postero-dorsalem Fortsatz und chitinöser Verdickung am dorsalen Rand . . . . . *marginatus*

Nymphe

- Scutum ohne Musterung. Mehr als 40 Scutalborsten. Augen vorhanden. Palpenglied II nur wenig länger als Palpenglied III. Coxa II mit drei, Coxa III mit vier Borsten am caudalen Rand. . . . . *reticulatus*
- Scutum ohne Musterung. Höchstens 40 Scutalborsten. Augen vorhanden. Palpenglied II um die Hälfte länger als Palpenglied III. Alle Coxae mit zwei Borsten am caudalen Rand *marginatus*

Larve

- Scutum ohne Musterung mit drei Borstenpaaren. Scutalborsten des medianen Paares länger als 40 μ. Augen vorhanden. Rostrum (mit Basis capituli) kürzer als 0,16 mm. Palpen ohne Dermalsensille. Tarsus I gleichmässig konisch auslaufend . . . . . *reticulatus*
- Scutum ohne Musterung mit drei Borstenpaaren. Scutalborsten des medianen Paares kürzer als 40 μ. Augen vorhanden. Rostrum (mit Basis capituli) länger als 0,16 mm. Palpen mit dorsaler Dermalsensille. Tarsus I auf der Höhe des Haller'schen Organs deutlich abgesetzt . *marginatus*

2.3. Biologische Charakterisierung

Für die biologische Charakterisierung der untersuchten Art *D. reticulatus* verwendete ich im wesentlichen die von MOREL (unpubl. & 1969) aufgestellten Einteilungsprinzipien und Terminologie. Sie wurden bereits von AESCHLIMANN (1967 & 1968) – nach Diskussionen mit MOREL – aufgeführt.

Die Zecke *D. reticulatus* durchläuft wie die meisten *Dermacentor*-Arten während ihres Zyklus drei kurze parasitische Phasen, das heisst, jedes aktive Entwicklungsstadium sucht für die Blutmahlzeit ein Wirtstier auf. Zwischen den einzelnen Blutmahlzeiten bleibt jede Zecke jeweils für längere Zeit in der Vegetationsschicht, wo die weitere Entwicklung (Häutung oder Eiablage) stattfindet. Ein solcher sogenannter triphasischer Zyklus ist nach MOREL (1969) die ursprünglichste Form des Entwicklungsganges bei Zecken.

D. reticulatus ist im Gegensatz zu denjenigen Zeckenarten, bei denen sich die ganze Entwicklung auf dem Wirtstier vollzieht (monophasischer Typus), für den grössten Teil des Zyklus auf einen günstigen Biotop angewiesen. Die mikroklimatischen Bedingungen während der Häutungsphasen und der Eiablage sowie die Wahrscheinlichkeit, nach vollzogenem Entwicklungsschritt ein geeignetes Wirtstier zu finden, bestimmen somit die Verbreitung der Art.

Auf Grund der Wahl der Wirtstiere (Wirtsspezifität) kann *D. reticulatus* als typisch ditrope Zecke bezeichnet werden. Zecken dieses Typus befallen als Larven und Nymphen andere Wirtstierarten als die Imagines. Im allgemeinen saugen die Präimaginalstadien auf Kleinsäugern, Vögeln und Reptilien, während die adulten Zecken mittelgrosse und grosse Säugetiere aufsuchen.

Die in Tabelle 5 zusammengestellten Angaben verschiedener Autoren bestätigen den Ditropismus von *D. reticulatus*. Die einzige Ausnahme bildet der von LAMONTELLERIE (1965) erwähnte Fund von adulten *D. reticulatus* auf *Sorex araneus*. Genauere Sammeldaten werden von diesem Autor allerdings nicht gegeben.

Für die Wirtsspezifität der Larven und Nymphen von *D. reticulatus* sprechen auch die Beobachtungen von BELITZER, BOGORODITZKIJ & AUGUSTOV (1931) bei Laboratoriumsuntersuchungen zur Übertragung der Pferdepiroplasmose. Von grossen Mengen auf einem Pferd angesetzter Larven konnten

Tabelle 5
Wirtstiere von D. reticulatus
(Literaturzusammenstellung)

A. Wirtstiere der Präimaginalstadien

BELITZER (1927)	Sciurus vulgaris	Eichhörnchen
	Talpa sp.	
OLSUFJEV (1947b)	Allactaga jaculus	Pferdespringer
	Apodemus agrarius	Brandmaus
	Arvicola amphibius (= A. terrestris)	Ostschermaus
	Cricetus cricetus	Hamster
	Evotomys (= Clethrionomys) rutilus	Polarrötelmaus
	Lepus timidus	Polarhase
	Micromys minutus	Zwergmaus
	Microtus gregalis	«Narrow sculled vole»*
	Microtus oeconomus	Sumpfmaus
	Mus musculus	Hausmaus
	Mustela erminea	Hermelin
	Putorius eversmanni (= Mustela p. eversmanni)	Steppeniltis
	Ondatra zibethica	Bisamratte
	Sicista sp.	
	Sorex sp.	
MACICKA, NOSEK & ROSICKY (1956)	Apodemus flavicollis	Gelbhalsmaus
	Apodemus sylvaticus	Waldmaus
	Clethrionomys glareolus	Rötelmaus
	Crocidura suaveolens	Gartenspitzmaus
	Erinaceus europaeus	Igel
	Microtus agrestis	Erdmaus
	Microtus arvalis	Feldmaus
	Mustela nivalis	Wiesel
	Neomys fodiens	Wasserspitzmaus
	Putorius (= Mustela) putorius	Iltis
	Sicista betulina	Waldbirkenmaus
	Sorex araneus	Waldspitzmaus
	Sorex minutus	Zwergspitzmaus
	Talpa europaea	Maulwurf
THOMPSON & ARTHUR (1955)	Anthus pratensis (2 Nymphen)	Wiesenpieper
Coll. BEAUCOURNU	Rattus norvegicus (2 Nymphen)	Wanderratte

B. Wirtstiere der Imagines

Olenev (1927)	Canis familiaris	Hund
	Cervus elaphus	Rothirsch
	Equus caballus	Pferd
	Lepus sp.	
Pavlov (1947)	Bos taurus	Rind
	Capra hircus	Ziege
	Equus asinus	Esel
	Ovis aries	Schaf
	Sus scrofa domestica	Hausschwein
Roman & Sicart (1957)	Capreolus capreolus	Reh
	Sus scrofa	Wildschwein
Lamontellerie (1965)	Homo sapiens	Mensch
	Sorex araneus (!)	Waldspitzmaus
	Vulpes vulpes	Fuchs
Krzeminski (1968)	Alces alces	Elch

* deutscher Name unbekannt

nur einige wenige Exemplare auf diesem Wirt Blut saugen. Eine Piroplasmoseübertragung durch infizierte Larven auf Pferde war deshalb nicht möglich.

Die Angabe von Thompson & Arthur (1955) zeigt, dass *D. reticulatus* nicht ausschliesslich Säugetiere befällt, sondern ausnahmsweise auch Vögel. Es handelt sich dabei um zwei, auf einem Wiesenpieper *(Anthus pratensis* L.) gefundene Nymphen von Lundy Island (England). Allerdings ist dies der einzige beschriebene Fund von *D. reticulatus* auf einem Vogel, wobei dieser die Rolle eines Zufalls-Wirtes spielen könnte.

Die von Senevet (1937) angeführten Wirtstiere von *D. reticulatus (Hippopotamus amphibius, Rhinoceros bicornis* etc.*)* sind nicht in Tabelle 5 aufgenommen worden, da es sich dabei offensichtlich um andere *Dermacentor-* bzw. *Amblyocentor*-Arten handeln muss. Wie schon erwähnt (s. Kap. 2.1.) kommen keine Zecken der Gattung *Dermacentor* in der äthiopischen Region vor (Morel, 1969).

Ein weiteres Kriterium der biologischen Charakterisierung der Zecken ist schliesslich die Beschaffenheit des Aufenthaltsortes der hungrigen, auf einen Wirt lauernden Stadien. Bei den meisten Arten ist dieser Ort für alle Entwicklungsstadien der gleiche. Im Falle von *D. reticulatus* halten sich die Präimaginalstadien und die Imagines – entsprechend auch dem bereits erwähnten Ditropismus – in verschiedenen Räumen auf.

Als Imago zeigt *D. reticulatus* ein deutlich exophiles Verhalten, das heisst, die adulten Zecken finden sich stets auf der Vegetation. Sie sind somit den Witterungseinflüssen ausgesetzt und ihre Aktivität wird sich infolgedessen weitgehend nach den klimatischen Bedingungen richten.

Larven und Nymphen sind hingegen nie auf der Vegetation anzutreffen. Sie halten sich in den Gängen und Bauten ihrer vorwiegend bodenbewohnenden Wirtstiere auf. Sie stellen die endophilen Stadien in der Entwicklung von *D. reticulatus* dar, deren Vorkommen und Aktivität durch die mikroklimatischen und edaphischen Verhältnisse bestimmt wird.

Aus der ökologisch-biologischen Verschiedenheit der Entwicklungsstadien von *D. reticulatus* (Ditropismus und Endo-exophilie) ergeben sich für Felduntersuchungen an dieser Art zwangsläufig zwei verschiedene Richtungen. Einerseits müssen für die Imagines Klima, Vegetation und Grosstier-Fauna untersucht werden. Andererseits müssen für Larven und Nymphen die edaphischen Faktoren, die untersten bodennahen Vegetationsschichten und die kleinen Wirbeltiere (vor allem Nager und Insektivoren) berücksichtigt werden.

2.4. Verbreitung

Nach MOREL (unpubl.) ist *D. reticulatus* eine Zecke der gemässigten und kühlen Klimate mit einer jährlichen Niederschlagsmenge von 400 bis 1000 mm und einer mittleren Juli-Temperatur, welche nicht höher als 20–22 °C liegt. Innerhalb dieses vom Atlantik bis nach Sibirien reichenden Verbreitungsgebietes ist die Zecke in verschiedenen Vegetationstypen zu finden. ENIGK (1947 & 1954) nennt zwei voneinander isolierte Vorkommen: in SW-Frankreich und in Russland. Das russische Gebiet beginnt in Ost-Polen und folgt dem mittelrussischen Waldgürtel. Die nördlichsten Funde stammen nach ENIGK aus der Gegend von Leningrad. Das von POMERANTSEV (1950) beschriebene russische Verbreitungsgebiet stimmt mit den Angaben von ENIGK überein.

Unter Verwendung der verschiedenen publizierten Fundortslisten und Einzelfunde und einiger mir entgegenkommenderweise zur Verfügung gestellter Sammlungen (s. S. 5) konnte ich eine Karte der Verbreitung von *D. reticulatus* ausarbeiten (s. Abb. 10).

Das Gebiet zerfällt in zwei grosse, voneinander getrennte Teile. Ein westeuropäisches Vorkommensgebiet umfasst SW-England (EVANS, 1951; THOMPSON, 1967) und verschiedene endemische Plätze in französischen Flussgebieten (ENIGK, 1947 & 1954; ROMAN & SICART, 1957; LAMONTELLERIE, 1965; IMMLER et al., 1970; MOREL, unpubl.; Coll. GILOT; Coll. SENEVET). Auffällig ist, dass die südlichsten Fundorte noch ausserhalb der Einflusssphäre des mediterranen Klimas liegen. Die Ostgrenze liegt in der Rheinebene, wo die Art auch am deutschen Ufer auftritt (IMMLER et al., 1970; s. auch Kap. 5.1.).

Das westeuropäische Gebiet wird vom osteuropäisch-russischen Vorkommen durch eine *D. reticulatus*-freie Zone getrennt, welche Deutschland, Schweiz und Benelux-Staaten umfasst. ENIGK (1958) erklärt das Fehlen dieser Zecke in Deutschland mit der Tatsache, dass unberührte Waldungen, speziell Auenwälder kaum mehr vorkommen. Einzelne Funde von *D. reticulatus* auf Wirtstieren in der Schweiz dürften auf Einschleppungen beruhen (IMMLER et al., 1970).

Nach Angaben von EICHLER (1959) und NEGROBOV & BORODIN (1964) existiert ein isoliertes Vorkommensgebiet in der Gegend von Dessau/Potsdam (DDR).

Die westlichsten Funde des osteuropäisch-russischen Vorkommensgebiets von *D. reticulatus* stammen aus dem österreichisch-tschechischen Grenzgebiet (Coll. NEMENZ; MACICKA, NOSEK & ROSICKY, 1956). Die Zecke kommt ferner in Ungarn (BABOS, 1964; keine genauen Fundortsangaben), Polen (DROZDZ, 1963; DUTKIEWICZ & SIUDA, 1969), Rumänien (METIANU, 1951) und Bulgarien (PAVLOV, 1947; keine genauen Fundortsangaben) vor.

Sehr häufig und weitverbreitet ist die Art in Russland (Literaturzusammenstellung in MOREL, unpubl.; ENIGK, 1944 & 1947). Ihr Verbreitungsgebiet reicht

VERBREITUNG VON D.RETICULATUS
FUNDORTE
UNGENAUE ANGABEN
20° JULI ISOTHERME
0° JANUAR

Abb. 10

von Leningrad bis in die Kaukasusländer. Die östlichsten kontinentalen Funde stammen aus der Gegend von Kansk (Krasnoyarsk-Territorium) (Olenev, 1927). Möglicherweise dehnt sich das russische Vorkommensgebiet noch weiter östlich aus, denn die Zecke ist auch im Norden Japans (Präfekturen Aomori und Iwate) gefunden worden (Nakamura & Jajima, 1942; Itagaki, Noda & Jamaguchi, 1944). Nach den japanischen Autoren soll die Art ebenfalls in der Mandschurei und im Flussgebiet des Amur auftreten (keine genauen Fundortsangaben). Die *D. reticulatus*-freie Zone in Ostasien (s. Abb. 10) könnte auf einen Mangel an Informationen über die Zeckenfauna dieser Gebiete zurückzuführen sein.

Allgemein lässt sich feststellen, dass *D. reticulatus* eine Zecke der kühleren Klimate, vorwiegend der Zonen mit kalten Wintern ist. Das östliche Hauptverbreitungsgebiet, inklusive Japan, liegt nördlich der 0° Januar-Isotherme. Die endemischen westlichen Vorkommen befinden sich hauptsächlich im Einflussbereich des atlantischen Klimas, wobei im Süden die 20° Juli-Isotherme nie überschritten wird.

Es sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, dass der Artname *D. reticulatus* oft in falscher Synonymie verwendet worden ist. Die von verschiedenen Autoren übernommenen Angaben von Schulze (1925a, 1925b und 1929) betreffen nicht *D. reticulatus* sondern *D. (Cynorhaestes) marginatus*. Es handelt sich dabei um die Fundorte in Spanien, Italien, Korsika, Bulgarien, Mazedonien (Jugoslawien) und Deutschland. Ebenso dürften sich die Funde von Vogel (1924) in Deutschland sowie von Knuth, Behn & Schulze (1918) in Mazedonien auf *D. marginatus* beziehen (s. auch Kap. 2.5.).

2. 5. Epidemiologische Bedeutung

Die Bedeutung der Zecke *D. reticulatus* als Überträger verschiedener Krankheitserreger wurde bereits von mehreren Autoren eingehend untersucht. Diese Zeckenart ist der Hauptvektor der Piroplasmosen des Rindes (*Babesia bovis*) und des Pferdes (*Babesia caballi, Nuttallia equi*) (Arthur, 1960). Die ersten Untersuchungen über die Rolle von *D. reticulatus* bei der Übertragung der Pferde-Piroplasmose in epidemischen Gebieten Russlands wurden von Marzinowski und Belitzer (1909), Belitzer (1927) und Belitzer, Bogoroditzkij und Augustov (1931) durchgeführt. Nach Enigk (1944) ist *D. pictus (D. reticulatus)* in gewissen Teilen Mittelrusslands der alleinige Überträger der Pferdepiroplasmose. Knuth, Behn und Schulze (1918) und Du Toit (1919) untersuchten die Piroplasmose an Pferden der deutschen Armee in Mazedonien (Jugoslawien) und die Möglichkeit der Einschleppung dieser Krankheit nach Deutschland. Allerdings ist der verwendete Bestimmungsschlüssel für Zecken sehr unspezifisch, sodass es sich bei der als *D. reticulatus* beschriebenen Art um *D. marginatus* handeln könnte (s. auch Kap. 2. 4.).

D. reticulatus ist ebenfalls, neben *Rhipicephalus sanguineus*, ein wichtiger Vektor der Hundepiroplasmose *(Babesia canis)* (Regendanz & Reichenow, 1933). Senevet (1937) bezeichnet die Art als eigentliche «Hundezecke» in Mittelfrankreich.

D. reticulatus hat eine starke epidemiologische Bedeutung bei der Übertragung verschiedener Rickettsiosen. Experimentell nachgewiesen wurde die Übertragung von *Rickettsia sibericus* (syn. *Dermacentroxenus sibericus*) in SW- und W-Sibirien (Zdrodovskij & Golinevic, 1966), von *R. prowazeki* (Grok-

HOVSKAYA, IGNATOVICH & SIDOROV, 1966; GROKHOVSKAYA et al., 1968) und von *R. conori* in Frankreich (GIROUD et al., 1962 & 1965).

Ferner überträgt *D. reticulatus Pasteurella tularensis*, den Erreger der Nagerpest (Tularämie) und bildet zudem, durch die Möglichkeit der transovariellen Übertragung, ein Reservoir dieses Erregers (OLSUFJEV, 1947b; ARTHUR, 1962).

KATIN (1966) konnte verschiedene Stämme des Zecken-Encephalitis-Virus aus *D. reticulatus (D. pictus)* isolieren. Weitere Virosen, die nachgewiesenermassen durch diese Zeckenart übertragen werden können, sind die Pferde-Encephalomyelitis (POMERANTSEV, 1950) und das Hämorrhagische Fieber von Omsk (ARTHUR, 1962).

Nach DUTKIEWICZ und SIUDA (1969), die eine vollständige Liste aller durch *D. reticulatus (D. pictus)* übertragenen Erreger geben, sind ebenfalls *Brucella abortus*, *B. melitensis*, *Listeria monocytogenes* und *Erysipelothrix rhusiopathiae* in dieser Zeckenart nachgewiesen worden.

Die Zecke *D. reticulatus*, als potentieller Vektor einer ganzen Reihe von Krankheitskeimen, kann in ihrem Verbreitungsgebiet von starker epidemiologischer Bedeutung sein. Durch ihr insulares oder endemisches Vorkommen (s. Abb. 10) kann sie eine wichtige Rolle bei der Bildung von Naturherdgebieten spielen. Diese Möglichkeit besteht vor allem dann, wenn sich der Erreger innerhalb einer Zeckenpopulation durch transovarielle Übertragung halten kann (z.B. Tularämie, Rickettsiosen).

Untersuchungen über Verbreitung, Biologie und Ökologie dieser Zecke sind deshalb nicht nur von wissenschaftlichem Interesse, sondern können auch von praktischer Bedeutung sein (AESCHLIMANN, BUETTIKER & EICHENBERGER, 1969; IMMLER et al., 1970).

3. ZUCHT

3.1. Zuchtmethoden

3.1.1. Haltung im Laboratorium

D. reticulatus gehört zu den trockenheitsempfindlichsten Zeckenarten (ENIGK, 1954: *D. pictus*). Die für die Haltung dieser Art verwendeten Zuchtbehälter müssen deshalb eine konstante, hohe Luftfeuchtigkeit aufweisen.

Für meine Zucht übernahm ich die von KOHLS (1937) beschriebene «Feuchtsand»-Methode in modifizierter Form. Die verwendeten Glasgefässe sind luftdicht verschliessbar,und ihr Boden wird mit einer 2 cm hohen, feucht gehaltenen Sandschicht bedeckt. Die grosse Verdunstungsoberfläche des Sandes gewährleistet eine Luftfeuchtigkeit im Gefäss von etwa 90 %. Um Schimmelbildung zu verhindern, wird zur Befeuchtung auf 1 Liter Wasser 10 ml Wescodyne (Jodophor, Ciba-Geigy) zugesetzt. Wescodyne bewährt sich besser als die häufig als Antimycotikum verwendete 15 % NaCl-Lösung (NUTTALL, 1919). Die Gefässe sollten regelmässig, d.h. etwa einmal pro Woche gelüftet werden, zur Vermeidung von Kondenswasserbildung in den Zuchtröhrchen.

Die Glasröhrchen mit den Zecken stehen auf einem knapp über der Sandschicht angebrachten Gitterrost. Die Zecken können dadurch nicht in direkten Kontakt mit der feuchten Unterlage kommen. Die Röhrchen sind entweder mit durchbohrten Plastikzapfen oder -deckeln versehen, deren Öffnung mit aufgeschmolzener Messingdrahtgaze (Maschenweite 0,35 mm) verschlossen ist.

Die Grösse der Zuchtröhrchen richtet sich nach dem darin gehaltenen Entwicklungsstadium der Zecken. Nüchterne adulte Zecken werden in Zylindergläsern von 12,5 cm Länge und 2,1 cm Innendurchmesser aufbewahrt, die beidseitig mit Zapfen verschlossen werden können. Sie können besonders lange unter Laboratoriumsbedingungen gehalten werden, wenn ihnen eine natürliche Ruhestellung ermöglicht wird (s. auch Kap. 3.2.4.). Die Röhrchen enthalten deshalb dünne Strohhalme oder mehrfach gefaltete Filterpapierstreifen. Larven und Nymphen sowie einzeln zu haltende, vollgesogene Weibchen können in kleinen Tablettengläsern (4 cm/1,8 cm) untergebracht werden. Die Präimaginalstadien sind besonders empfindlich gegenüber Änderungen der Luftfeuchtigkeit. Sie sollten deshalb nach dem Schlüpfen, bzw. nach der Häutung zunächst in den Zuchtröhrchen gelassen und erst für die Fütterung herausgenommen werden.

Im Gegensatz zu anderen Methoden, die für jedes einzelne Röhrchen eine feuchte Einlage (Filterpapier, Zellstoff) vorschreiben (ENIGK & GRITTNER 1953; LOEW, 1964), wird nach dem von mir verwendeten System eine gleichmässige Feuchtigkeit in allen, im selben Gefäss aufbewahrten Röhrchen erreicht. Zur Kontrolle dient ein im Zuchtgefäss aufgestellter Hygrometer.

Alle Stadien von *D. reticulatus* können bei Zimmertemperatur gehalten werden. Für spezielle Untersuchungen über die Entwicklungsdauer der Zecke wurden die Zuchtbehälter in einem Wärmeschrank bei gewünschter konstanter Temperatur aufbewahrt.

3.1.2. Blutmahlzeit

Bei der Wahl der Wirtstiere für die Blutmahlzeit der verschiedenen Stadien von *D. reticulatus* muss der Ditropismus dieser Art (s. Kap. 2.3.) berücksichtigt werden. Adulte Zecken sollten auf grossen Haustieren, Larven und Nymphen auf kleinen Labortieren angesetzt werden.*

Besonders günstig für die Fütterung der Imagines von *D. reticulatus* ist das Rind. Die Zecken werden in einem Stoffbeutel am Schwanz oder am Scrotum angesetzt (ENIGK & GRITTNER, 1953). Der Beutel besteht aus luftdurchlässigem, reissfestem Gewebe und wird mit Klebeband befestigt. Zur regelmässigen Kontrolle der Saugtätigkeit der Zecken eignen sich speziell Beutel mit eingenähtem Reissverschluss.

Larven und Nymphen von *D. reticulatus* werden auf ca. 30 g schweren Mäusen beiderlei Geschlechts gefüttert. Sie werden für das Ansetzen der Zecken in Bauchlage mit Klebebandstreifen über Beine und Rücken auf ein Brettchen aufgespannt. Eine vorangehende kurze Äthernarkose der Tiere ermöglicht ein ruhiges und genaues Arbeiten. Einer aufgespannten Maus wird ein aus weichem, 1 mm dickem Kunststoff (z.B. PVC) geschnittener Kragen um den Hals gelegt (s. Abb. 12). Die beiden freien Enden werden mit einer Drahtklammer geschlossen, sodass der Kragen den Kopf der Maus leicht trichterförmig umgibt (s. Abb. 11).

Vor dem Ansetzen der Zecken auf der fixierten Maus sollte das Spannbrettchen in eine wassergefüllte Schale gestellt werden, um ein Entweichen der Larven und Nymphen zu verhindern. Die über den ganzen Körper der Maus

*An dieser Stelle möchte ich den Herren Dr. C. Lambert, Dr. M. von Orelli, C. Bouvard und G. Ernst, Ciba-Geigy AG, für ihre Anregungen und Mithilfe bei der Zucht herzlich danken.

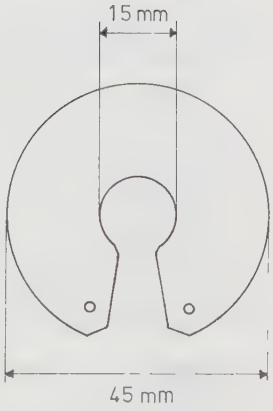

Abb. 11. Blutmahlzeit der Larven von *D. reticulatus* auf Maus mit Kragen

Abb. 12. Kunststoffkragen für das Ansetzen von Larven und Nymphen auf Mäusen

verteilten Zecken zeigen eine auffällige Tendenz, sich an Kopf (besonders Ohren) und Nacken der Maus festzusetzen. Auf einer Maus können 400–500 Larven oder etwa 50 Nymphen von *D. reticulatus* gefüttert werden. Die durch das Ansetzen grösserer Mengen von Zecken verursachte Anämie hat meist den Tod der Wirtsmaus zur Folge. Die Mäuse bleiben etwa eine Stunde aufgespannt, um den Zecken ein ungestörtes Ansaugen zu ermöglichen.

Während der mehrere Tage dauernden Blutmahlzeit der Larven und Nymphen werden die Mäuse einzeln in Glaskäfigen mit eingesetztem Gitterrost gehalten. Diese Käfige besitzen Deckel aus weitmaschigem Gitter und stehen in wassergefüllten Schalen, um ein Entkommen der vollgesogenen Zecken zu verhindern. Die vollgesogenen, abgefallenen Zecken überklettern stets die Glaswände der Käfige und können in den Wasserbecken eingesammelt werden. Die Becken werden täglich kontrolliert, so dass die vollgesogenen Zecken nie länger als 24 Stunden im Wasser liegen bleiben. Allerdings würden sie auch einen längeren Unterwasseraufenthalt ohne Schaden überstehen, wie ENIGK und GRITTNER (1953) für verschiedene Ixodiden nachgewiesen haben.

Die Mäuse weisen meist sehr starke Hautreaktionen als Folge des Zeckenbefalls auf und können deshalb nur einmal verwendet werden.

3.2. Entwicklung

3.2.1. Entwicklungsdauer von D. reticulatus unter Laboratoriumsbedingungen

Untersuchungen zur Zucht und Entwicklung von *D. reticulatus* unter Laboratoriumsbedingungen wurden bereits von BELITZER (1927), METIANU (1951), ENIGK und GRITTNER (1953) und NUTTALL (in ARTHUR, 1960) durchgeführt. Eine Gegenüberstellung der Angaben dieser Autoren und ein Vergleich mit meinen eigenen Befunden (s. Tabelle 6) lässt einige Unterschiede für bestimmte Entwicklungszeiten des Zyklus erkennen. Der Hauptgrund dafür ist wahrscheinlich die Haltung der Zecken bei unterschiedlichen Temperaturen.

Tabelle 6

Dauer der Entwicklung von D. reticulatus (Angaben in Tagen)
(Literaturvergleich)

	Brumpt (in Morel, unp.)	Nuttall (in Arthur, 1960)	Belitzer, 1951	Metianu, 1951	Eigene Untersuchungen*
Blutmahlzeit der Weibchen	9–12	9–15	5– 6	–	7–15 (8,4)
Oegenese (= Präovipositionszeit)	5– 8	3– 4	2– 6	9–10	8–13 (11)
Eiablagedauer (= Ovipositionszeit)	10	6–25	–	9–11	18–20 (19,3)
Embryogenese	18–20	12–19	15–20	16	16–21 (18,2)
Blutmahlzeit der Larven	2– 3	–	3– 4	3– 9	3– 5 (3,7)
Häutung (= Larvale Verpuppung	8	5– 7	12–16	9–13 (-20)	9–12 (10,2)
Blutmahlzeit der Nymphen	4– 7	6–10	5– 7	3–10	4– 7 (5,9)
Häutung (= Nymphale Verpuppung)	12–14	10–14	16–25	15–26	11–16 (12,3)
Zuchtbedingungen	25 °C	20 °C	?	?	20 °C/90 % L.f.

* Angaben in Klammern = Mittelwerte

Für die im folgenden beschriebenen eigenen Untersuchungen gelten die in Kapitel 3.1. aufgeführten Zuchtbedingungen.

Die Entwicklungsdaten – Blutmahlzeit, Oogenese- und Embryogenesedauer – der verschiedenen, nachstehend behandelten Zeckengruppen sind in Tabelle 7 zusammengestellt.

Tabelle 7

Dauer der Blutmahlzeit, Oogenese und Embryogenese bei verschiedenen Weibchengruppen von D. reticulatus (Angaben in Tagen).

		A	B	C
Blutmahlzeit	$\bar{x}$	8,77	8,42	12,06
	Min.	7	7	9
	Max.	15	11	17
	s	1,52	0,99	2,74
Oogense	$\bar{x}$	9,87	29,19	76,35
	Min.	8	8	28
	Max.	13	58	126
	s	1,38	13,97	26,89
Embryogenese	$\bar{x}$	18,60	19,27	35,35
	Min.	16	17	23
	Max.	21	21	47
	s	1,16	0,92	6,88

A Weibchen der Frühlings-Population
B Weibchen der Herbst-Population
C Weibchen der Laboratoriumsgeneration (Gleiche Generation der Laboratoriumszucht)

$\bar{x}$ Mittelwert
Min. Minimum
Max. Maximum
s Standardabweichung

Die Blutmahlzeit der im untersuchten Vorkommensgebiet («Ile du Rhin», s. Kap. 4) frisch gefangenen Weibchen von *D. reticulatus* auf dem Rind dauert 7–15 Tage, wobei der Zeitpunkt der Kopulation eine wesentliche Rolle spielt (s. Kap. 3.2.2.). Frühlings- (Februar–Mai) und Herbst-aktive (September–Dezember) Weibchen weisen bezüglich der Dauer des Saugaktes und des Prozentsatzes der saugenden Tiere (stets > 90 %) keine signifikanten Unterschiede auf. Der Saugbereitschaftsgrad als Ausdruck der Aktivität, bzw. durch Diapause bedingten Inaktivität der Zecken (Smith & Cole, 1941) zeigt für *D. reticulatus* also keine saisonalen Schwankungen.

Grosse jahreszeitliche Unterschiede treten hingegen für die Dauer der Oogenese (= Präovipositionszeit) auf. Im Frühling gesammelte Weibchen beginnen 8–15 Tage nach dem Saugen und der Kopulation mit der Eiablage. Die individuellen zeitlichen Unterschiede innerhalb dieser Gruppen sind sehr gering.

Demgegenüber zeigen begattete Weibchen der Herbst-aktiven Zeckenpopulation (Oktober) eine starke Verzögerung der Eiablage. Bei etwa einem Viertel der Tiere liegt die Oogenesedauer noch im Bereich derjenigen der Frühlingszecken. Die übrigen Weibchen haben eine mehr oder weniger stark verzögerte Eibildung, die bis zu 58 Tage betragen kann.

Noch stärker verzögert ist die Oogenese bei begatteten Weibchen, die unter Laboratoriumsbedingungen gezüchtet und gehalten werden. Nach einer «normal» lang dauernden Blutmahlzeit kann die Präovipositionszeit bis zu 112 Tagen dauern. Zwei Wochen alte und drei Monate alte Weibchen der Laboratoriumsgeneration zeigen ähnliche Verzögerungen. Die Mittelwerte unterscheiden sich nicht signifikant, d.h. das Alter der Weibchen hat keinen Einfluss auf die Oogeneseverzögerung.

Sowohl aus den normal wie aus den verzögert abgelegten Eiern schlüpfen lebensfähige Larven (s. Kap. 3.2.3.). Bei frisch gefangenen Zecken (Frühling und Herbst) ist die Embryogenesedauer sehr konstant.

Die gefundenen Werte für Blutmahlzeit, Oogenese und Embryogenese der drei verschiedenen Zeckengruppen (s. auch Tab. 7) wurden dem Kruskal-Wallis-Test unterzogen, wobei sich die beobachteten Unterschiede, bzw. Verzögerungen (s. oben) als signifikant erwiesen (Irrtumswahrscheinlichkeit $< 1‰$).

Meine Befunde über die Dauer der Blutmahlzeit und Verpuppungszeit der Larven und Nymphen stimmen mit den Angaben anderer Autoren (s. Tabelle 6) weitgehend überein.

Die vollgesogenen Larven und Nymphen halten sich während der Verpuppung hauptsächlich im oberen Teil des Zuchtröhrchens auf. Sie sezernieren dabei am Körperrand – vom Capitulum bis auf die Höhe der Analöffnung – eine klebrige, viskose Flüssigkeit und bleiben dadurch bis zur Häutung an ihrer Unterlage (Glaswand, Papierstreifen etc.) kleben. Die klebrigen Sekrettröpfchen treten nicht nur an den Coxenrändern und am Rand des Capitulums, sondern – wie dies vor allem bei Nymphen deutlich festgestellt werden kann – durch die übrige intakte Cuticula des ventralen Körperrandes aus (s. Abb. 13). Untersuchungen über diese Sekretion sind im Gange.

Frisch geschlüpfte Larven und frisch gehäutete Nymphen und Imagines sind nicht sofort für die nächste Blutmahlzeit bereit. Sie verbringen zunächst eine immobile Phase – meist noch in der Eihülle, bzw. Exuvie – während der die

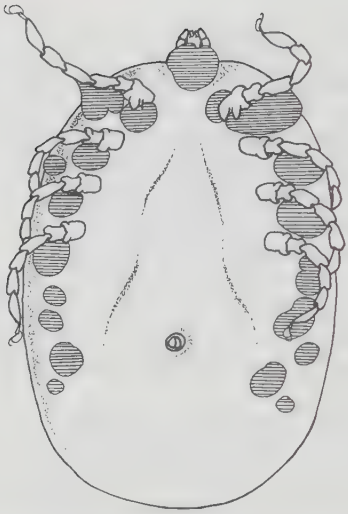

Abb. 13. Vollgesogene Nymphe von *D. reticulatus* mit Sekrettröpfchen (schraffiert) zu Beginn der Häutungsphase (zwei Tage nach Beendigung der Blutmahlzeit)

Cuticula erhärtet und dunkler wird. Nach einer ersten Kotabgabe ist die Zecke schliesslich für die Blutmahlzeit bereit. Bei Larven ist dies nach 2–4 Tagen der Fall, bei Nymphen nach 3–7 Tagen und bei Imagines nach 8–12 Tagen.

Unter Berücksichtigung der inaktiven Phasen beträgt die Minimaldauer der Entwicklung einer Generation unter Laboratoriumsbedingungen 95–129 Tage. METIANU (1951) vermutet, dass die von ihm bestimmte, ähnliche Minimalzeit von 97 Tagen in der Natur einer Jahreszeit (drei Monate) entspricht.

Die Bedeutung der in der Laboratoriumszucht beobachteten Erscheinungen für den Zyklus und die Aktivität der Zecken unter natürlichen Verhältnissen wird in Kapitel 5.5. diskutiert.

3.2.2. Die Bedeutung der Kopulation

Die von MOREL (1969) gebildeten neuen Familien der *Ixodidae* (früher: *Ixodinae, Prostriata*) und *Amblyommidae* (früher: *Amblyomminae, Metastriata*) lassen sich unter anderem auch auf Grund des Kopulationsverhaltens der Männchen unterscheiden.

Die Männchen des Ixodiden Typus saugen nicht. Sie kopulieren ohne Blut aufgenommen zu haben, je nach Spezies auf dem Wirt oder am Boden, vor oder nach der Blutmahlzeit der Weibchen (GRANDJEAN, AESCHLIMANN & DIEHL, 1972). Beim Amblyommiden Typus müssen die Männchen vor der Kopulation, welche immer auf dem Wirt stattfindet, eine kurze Blutmahlzeit nehmen.

Im Falle von *D. reticulatus*, als Vertreter des Amblyommiden Typs, beginnen die auf ein Wirtstier gelangten Männchen nach kurzer Zeit mit dem Saugakt. Die Menge des aufgenommenen Blutes ist im Vergleich zu derjenigen des Weibchens sehr gering; sie beträgt durchschnittlich 6,5 mg (3,6–10,5 mg). Erst nach dem Saugakt ist das Männchen kopulationsfähig.

In vitro reagiert ein vollgesogenes Männchen positiv auf die verschiedensten ihm angebotenen «Kopulationspartner». Gegenüber hungrigen und vollgesogenen, bereits kopulierten Weibchen, aber auch gegenüber anderen Männchen kommt es zu einem sofortigen Besteigen und mehrfachen Umklettern des jeweiligen Partners. Das Männchen zeigt dabei deutliche Kopulationsintentionen, sowohl auf der Ventral- wie auch auf der Dorsalseite des Partners.

Viel eindeutiger ist die Reaktion des Männchens, wenn ihm ein vollgesogenes Weibchen auf der Handfläche angeboten wird, d.h. ein am Wirtstier fixiertes Weibchen simuliert wird. Das Männchen besteigt das Weibchen, umklettert dessen caudales Ende und schiebt sich zwischen das Weibchen und die warme «Wirtshaut», wo es zu kopulieren versucht. Dieses Verhalten ist stereotyp und unabhängig davon, ob sich das angebotene Weibchen in Bauch- oder Rückenlage befindet. Es dürfte sich dabei um eine stark thermotaktisch geprägte Verhaltensform handeln. Das Vorhandensein eines Temperatursinnes bei Zecken ist von Totze (1933), Lees (1948) und Schulze und Schröder (1949) nachgewiesen worden.

Die Weibchen von *D. reticulatus* können ihre Blutmahlzeit nur dann in der minimalen Zeit von 8 Tagen beenden, wenn die Kopulation innerhalb der ersten drei Tage des Saugaktes stattfindet. Die aufgenommene Blutmenge beträgt zwischen 332 und 530 mg (Mittelwert $\bar{x} = 431$ mg). Weibchen, die ohne Männchen auf dem Wirt angesetzt werden, nehmen in den ersten drei Tagen eine «normale» Menge von 112 bis 228 mg Blut auf ($\bar{x} = 179$ mg). Danach bleiben sie auf dem Wirt fixiert ohne die Blutmahlzeit fortzusetzen.

Ich beobachtete eine Gruppe von 12 Weibchen, die ohne Männchen an den Ohren eines Kaninchens angesetzt wurden. Einzelne Weibchen wurden von Zeit zu Zeit entfernt und gewogen. Die beiden letzten Weibchen wurden nach 20 Tagen abgelöst, da sich am Kaninchenohr bereits starke Hautreaktionen zeigten. Ein erneutes Ansetzen der Weibchen auf einem anderen Wirtstier gelang nicht. Von den abgelösten Weibchen begannen vier, trotz des Ausbleibens der Kopulation und der dadurch unvollständigen Blutmahlzeit, Eier abzulegen: das erste nach 65 Tagen, zwei weitere nach 80 Tagen und ein letztes nach 92 Tagen. Die wenigen abgelegten Eier (120–230) waren aber steril, auffällig klein und eingedellt. Eine parthenogenetische Fortpflanzung, die als exzeptionelle Form bei verschiedenen Schildzeckenarten gefunden wurde (Grandjean, Aeschlimann & Diehl, 1972), konnte nicht beobachtet werden.

3.2.3. Entwicklungsrate und Sexualindex

Auf Rindern gefütterte Weibchen von *D. reticulatus* legen während 18–20 Tagen etwa 2000–3000 Eier ($\bar{x} = 2665$). Durch Separieren der täglich abgelegten Eimenge konnte ich feststellen, dass der grösste Teil im Verlauf der ersten zehn Tage abgelegt wird (s. Abb. 14). Die danach abgegebene Menge ist oft nur sehr unbedeutend. Dies könnte die unterschiedlichen Angaben über die Ovipositionsdauer der in Tabelle 6 zitierten Autoren erklären.

Die Gesamtzahl der Eier eines Geleges wurde auf Grund von Stichproben, deren Gewicht und Anzahl bestimmt worden war, berechnet. Zur Kontrolle dieser Methode wurden zusätzlich drei Gelege ganz ausgezählt. Die Ergebnisse der Auszählungen – 2960, 2050 und 2395 Eier – bestätigten die berechneten Zahlen.

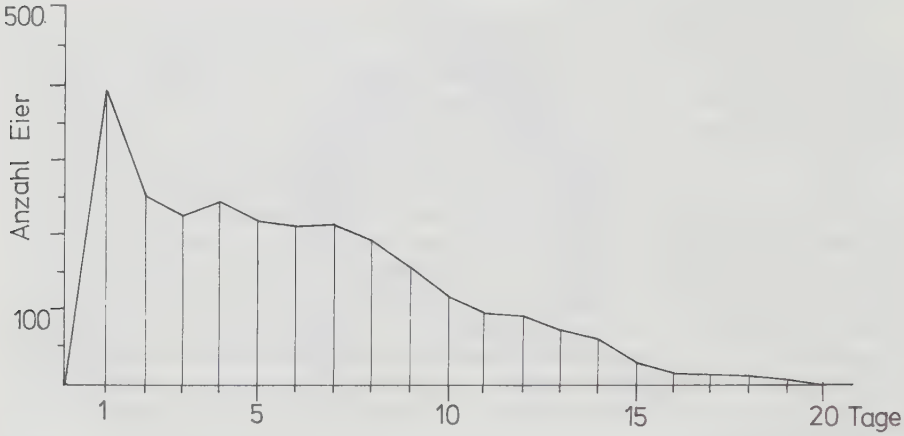

Abb. 14. Ovipositionsdauer von *D. reticulatus* (täglich abgelegte Eimenge)

Die Menge der nicht schlüpfenden Larven, bzw. der sich nicht entwickelnden Eier, ist sehr gering. Unter Zuchtbedingungen (s. Kap. 3.1.) macht sie höchstens 5 % des Geleges aus.

Ebenso sind die Verluste während der Häutungsphasen sehr niedrig. Durchschnittlich entwickeln sich 98,6 % der vollgesogenen Larven zu lebensfähigen Nymphen. Etwa gleich hoch, nämlich 97,9 % ist der Prozentsatz der schlüpfenden Imagines nach der nymphalen Verpuppung.

Unter Laboratoriums-, d.h. optimalen Bedingungen fallen die grössten Entwicklungsverluste auf die parasitischen Phasen der Larven und Nymphen. Ich beobachtete häufig, dass die als Wirtstiere verwendeten Mäuse durch Putzbewegungen festgesogene Larven und Nymphen wegrissen und auffrassen. Der von mir verwendete Kragen (s. Kap. 3.1.) verhindert diesen aktiven Selbstschutz der Mäuse.

Bedingt durch das oben beschriebene Putzverhalten können sich Larven und Nymphen nur an Ohren und Augenrändern, bei Verwendung des Kragens auch an Scheitel, Schnauze und Nacken der Wirtsmaus festsetzen. Auf den übrigen Körperteilen der Mäuse wurden nie saugende Zecken beobachtet.

Auf einzeln gehaltenen Mäusen können sich bei 150 pro Tier angesetzten Larven ohne Kragen nur durchschnittlich 38,7% vollsaugen, mit Kragen hingegen 80%. Auch bei erheblich grösseren Larvenmengen pro Maus ist der Prozentsatz der vollgesaugten Zecken unter Verwendung des Kragens sehr hoch. Bei 500 angesetzten Larven beträgt er 79,5%.

Ein ähnliches Verhältnis ergibt sich für die Nymphen. Bei 50 pro Maus angesetzten Zecken beenden ohne Kragen 48 % die Blutmahlzeit, mit Kragen 76,5 %.

Auf Grund der genannten Durchschnittswerte kann die Entwicklungsrate einer Generation von *D. reticulatus* unter Laboratoriumsbedingungen bestimmt werden. Sie beträgt (unter Verwendung der Kragenmethode) 60 %, d.h. aus einem Gelege von 2500 Eiern können bei optimalen Bedingungen 1500 Imagines gezüchtet werden.

Innerhalb einer aus dem gleichen Gelege hervorgegangenen, bezüglich ihrer Entwicklung homogenen Gruppe von adulten Zecken ist der Anteil der weib-

lichen Tiere stets grösser als derjenige der Männchen. Das Geschlechtsverhältnis (Sexualindex), Anzahl Weibchen : Anzahl Männchen, solcher homogener Gruppen liegt in den untersuchten Fällen zwischen 1,6 und 2,8 (Mittelwert $\bar{x} = 2{,}3$). In einer Generation entwickeln sich somit durchschnittlich mehr als doppelt soviele Weibchen wie Männchen.

Bei den im natürlichen Biotop der «Ile du Rhin» gesammelten Imagines überwiegen ebenfalls die Weibchen. Der Sexualindex ist allerdings nicht so hoch wie bei den Laboratoriumsgenerationen. Unter 1315 gesammelten adulten Zecken sind 749 Weibchen gezählt worden, was einem Geschlechtsverhältnis von 1,3 entspricht.

3.2.4. Lebensdauer (Longevität)

Adulte Zecken von *D. reticulatus* können in nüchternem Zustand unter günstigen Bedingungen sehr lange gehalten werden. NUTTALL (in ARTHUR, 1963) nennt eine Lebensdauer von 400 bis 450 Tagen bei «Zimmertemperatur». Nach OLSUFJEV (1941) können die Imagines bei 4° C zwei Jahre lang überleben, wie dies auch von POMERANTSEV (1950) bestätigt wird. Aus Beobachtungen von ENIGK (1954) geht hervor, dass die Luftfeuchtigkeit der limitierende Faktor für die Lebensdauer bei *D. reticulatus (D. pictus)* ist. Schon bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 80 % leben nach 20 Tagen nur noch 15 % der sehr trockenheitsempfindlichen Zecken.

Die von mir bei 20° C und 90–95 % relativer Luftfeuchtigkeit gehaltenen, im Laboratorium gezüchteten Imagines blieben bis zu 450 Tagen am Leben. Dies gilt jedoch nur für Zecken, die völlig ungestört gehalten werden. Wie LEES (1964) experimentell zeigte, wird die Lebensdauer von Zecken stark verkürzt, wenn die Zuchtröhrchen regelmässig bewegt und die Zecken dadurch aktiviert werden. Imagines von *D. reticulatus* werden allerdings nach etwa zwei Monaten Haltung sehr unempfindlich auf Umgebungsreize. Sie reagieren oft nur noch auf starkes Erwärmen des Zuchtröhrchens.

Die Präimaginalstadien von *D. reticulatus* sind im Gegensatz zu anderen Schildzeckenarten sehr kurzlebig. ENIGK und GRITTNER (1953) empfehlen Larven und Nymphen von *D. marginatus* und *D. reticulatus (D. pictus)*, die bei 26° C gehalten werden, spätestens nach vier bzw. sechs Wochen zu füttern. Längere Aufbewahrung ist nicht möglich. NUTTALL (in ARTHUR, 1963) gibt als maximale Lebensdauer für Nymphen 37 Tage an. MARZINOWSKY und BIELITZER (1909) haben Larven sechs Monate lang halten können.

In den von mir verwendeten Zuchtgefässen (s. Kap. 3.1.) überleben Larven und Nymphen von *D. reticulatus* neun bis elf Wochen lang.

Der Grund ihrer Kurzlebigkeit dürfte in ihrer dauernden Aktivität, d.h. im beschleunigten Stoffwechsel liegen. Im Gegensatz zu den adulten Zecken, die sich an den Filterpapierstreifen der Zuchtröhrchen festklammern und immobil bleiben, sind die Präimaginalstadien dauernd in Bewegung. Erst nach mehreren Wochen werden sie ruhiger und halten sich vorwiegend im oberen Teil des Zuchtröhrchens auf. Durch die geringste Bewegung, beispielsweise durch das Öffnen der Zuchtgefässe, werden sie aber augenblicklich wieder aktiviert.

3.3. Besprechung von Kapitel 3

Die für die Laboratoriumszucht ermittelte hohe Entwicklungsrate von *D. reticulatus* darf nicht über die wirkliche Situation im natürlichen Lebens-

raum der Zecke hinwegtäuschen. Ein wichtiger limitierender Faktor ist die kurze Lebensdauer der Larven und Nymphen, selbst unter optimalen klimatischen Bedingungen. Die Präimaginalstadien müssen innerhalb dieser Frist ein geeignetes Wirtstier finden. Die weitere Entwicklung ist mit dem Finden eines Wirtstieres allerdings noch nicht gesichert. Durch den aktiven Selbstschutz der Tiere können nur wenige Zecken die Blutmahlzeit beenden.

Für die Imagines und das Weiterbestehen der Population ist die Kopulation von essentieller Bedeutung. Der normale Verlauf der Blutmahlzeit der Weibchen und damit die Oogenese hängt vom Zeitpunkt der Kopulation ab. Findet diese nicht statt, kann ein Weibchen nicht genügend Blut aufnehmen, um normale, lebensfähige Eier zu bilden. Eventuell gleichwohl abgelegte, eingedellte und geschrumpfte Eier lassen zudem ein Nicht- oder ungenügendes Funktionieren des Gené'schen Organs vermuten.

Die Wahrscheinlichkeit des Kontaktes der beiden Geschlechter – und damit der Kopulation – ist weitgehend eine Folge des Sexualindex einer Population. Lees (1969) gibt das Geschlechtsverhältnis für *Ixodes ricinus* als ungefähr 1:1 an, für *I. canisuga*, auf Igel gezüchtet, hingegen als nahezu 3:1. Er begründet den hohen Anteil der Männchen bei *I. ricinus* mit der Tatsache, dass die Kopulation bei dieser Zeckenart auf dem Wirtstier stattfindet. Beide Geschlechter müssen sich also auf dem gleichen Wirtstier treffen. Viel grösser ist die Wahrscheinlichkeit der Kopulation bei *I. canisuga*. Die Männchen dieser Art bleiben lokalisiert in den Bauten ihrer Wirtstiere, wo die vollgesogenen Weibchen abfallen. Die Kopulation wird am Boden vollzogen.

Im Falle von *D. reticulatus* ereignet sich die Kopulation auf dem Wirt; trotzdem überwiegen nach meinen Beobachtungen die Weibchen (Sexualindex 2,3:1). Eine Erklärung dieses scheinbaren Widerspruchs könnte im Verhalten der Männchen auf dem Wirt zu finden sein. Das Männchen bleibt nach dem kurzen Saugakt während längerer Zeit aktiv und kann mit mehreren Weibchen kopulieren. Für Zuchtzwecke setzte ich deshalb stets doppelt soviele Weibchen als Männchen an..

Der allgemeine Zyklus von *D. reticulatus* ist von jahreszeitlichen Erscheinungen geprägt. Als Indikator dieser Beeinflussung dient der jeweilige physiologische Zustand der Zecke, beispielsweise Saugbereitschaft und Oogenesedauer. Enigk (1943 & 1944) beschreibt einen Jahresrhythmus für die in den gemässigten Zonen vorkommenden *Ixodes*- und *Dermacentor*-Arten. Nach seinen Beobachtungen sind die Zecken im Frühjahr besonders sauglustig. Die Imagines der neuen Generation können im gleichen Jahr unter natürlichen Bedingungen keine Blutmahlzeit mehr einnehmen. Werden sie jedoch im Laboratorium einige Wochen bei Temperaturen unter 0° C gehalten, können sie auf Wirtstieren angesetzt werden.

In meinen Untersuchungen konnte ich keine derartigen Unterschiede feststellen. Frisch gefangene und im Laboratorium gezüchtete Zecken zeigten die gleiche Saugbereitschaft, unabhängig von der Jahreszeit und von ihrem Alter. Dagegen können die für Herbst-aktive und gezüchtete Weibchen festgestellten Eiablageverzögerungen als Ausdruck einer Diapause aufgefasst werden. Sie zeigen eine Phase ausgeprägter Entwicklungsruhe mit herabgesetztem Stoffwechsel an. Verzögerungen der Oogenese und der Eiablage wurden auch bei *D. marginatus* beobachtet. Untersuchungen von Lamanova (1962), Belozerov und Kvitko (1965) und Belozerov und Lamanova (1967) zeigten,

dass diese Verzögerungserscheinungen abhängig sind von der Photoperiode und der Temperatur.

Die ökologische Bedeutung dieser Phänomene für den Zyklus von *D. reticulatus* wird in Kapitel 5.5. diskutiert.

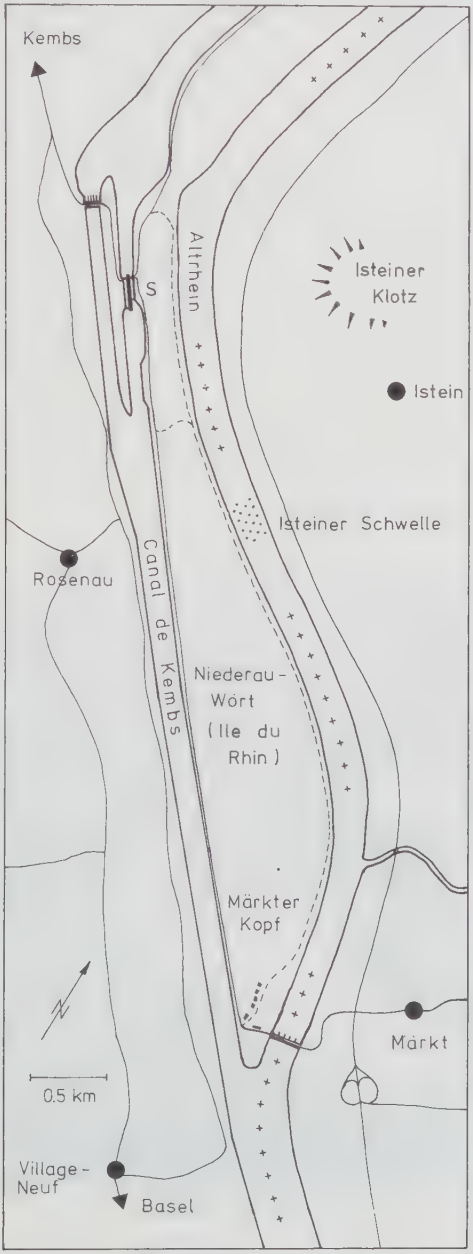

Abb. 15. Geographische Lage der «Ile du Rhin» S Schleuse

4. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

4.1. Geographische Lage

Die Feldbeobachtungen und -untersuchungen zur Biologie und Ökologie der Zecke *D. reticulatus* wurden im südlichen Teil der «Ile du Rhin», Dep. Haut-Rhin, Frankreich, durchgeführt (s. Abb. 15 und 16). Das als Niederau-Wört bezeichnete Gebiet bildet den Anfang eines durch den Bau des Rheinseitenkanals (Grand Canal d'Alsace) künstlich geschaffenen Inselzuges, der sich nordwärts bis nach Colmar erstreckt.

Die Insel beginnt etwa 5 km nördlich des Basler Rheinhafens. An dieser Stelle zweigt der «Canal de Kembs», d.h. der erste Teil des Rheinseitenkanals vom ursprünglichen Rheinlauf (Altrhein) ab.

Die nördliche Begrenzung des Untersuchungsgebietes liegt bei der Schleuse von Kembs, die 1932 als erste Staustufe des Kanals fertiggestellt wurde. Nördlich der Schleuse ist die «Ile du Rhin» bereits weitgehend industriell erschlossen (Kieswerke). Im südlichsten Zipfel des Gebietes, dem sogenannten Märkterkopf, werden grössere Flächen landwirtschaftlich genutzt.

Das dazwischenliegende Gebiet ist relativ schwer zugänglich und deshalb weitgehend unberührt. Es ist darum auch verständlich, dass es den Status eines Vogelreservates besitzt (s. Kap. 4.5.). Abgesehen von einigen Drainage-Gräben, die zum Altrhein führen, ist das Gelände sehr flach. Das Altrheinufer ist in diesem Abschnitt der «Ile du Rhin», im Gegensatz zur deutschen Seite, noch in seiner ursprünglichen Form erhalten.

△ Vorkommensgebiete von *D. reticulatus* (s. auch Abb. 18) Photo Pierre Delunsch

Abb. 16. Der südlichste Teil der «Ile du Rhin» (Niederau-Wört) mit der Schleuse von Kembs. Im Hintergrund ist die Stadt Basel sichtbar.

Für dieses floristisch und faunistisch reiche und äusserst interessante Gebiet bestehen aber bereits Projekte zur sukzessiven Erschliessung für Industrie und Tourismus.

4.2. Klima

Die topographische Lage der oberelsässischen Rheinebene bewirkt eine spezielle, vom Generalklima abweichende, klimatische Situation. Die leeseitige Regenschattenlage hat ein warmes, niederschlagarmes Klima mit relativ trockenen Sommern zur Folge. In gewissen Gebieten darf man von eigentlichen submediterranen Verhältnissen sprechen, welche sich vor allem in der Ausbildung spezifischer Pflanzengesellschaften äussert.

Zur Charakterisierung des Lokalklimas im Untersuchungsgebiet wurden die meteorologischen Daten der unmittelbar benachbarten Messstelle Kleinkembs (Niederschläge) und der etwa 10 km von der «Ile du Rhin» entfernten Station Bellingen (Temperatur) des Deutschen Wetterdienstes verwertet.

Die Abbildung 17 zeigt den jahreszeitlichen Verlauf des Lokalklimas für 1968/69 anhand der mittleren Temperaturen und der Niederschlagsmengen der Monatsdrittel.

4.3. Bodenbeschaffenheit (Edaphische Verhältnisse)

Auf der «Ile du Rhin» ist die Humusschicht mit Ausnahme des relativ feuchten Waldstreifens am Fuss der Kanalböschung nur sehr schwach ausgebildet. Unter der teilweise sehr dicht geschlossenen Kraut- und Moosschicht reicht sie höchstens bis in 15 cm Tiefe. An vielen Stellen fehlt sie gänzlich, so dass der normalerweise unter dem Humus liegende Schotter offen zu Tage tritt.

Den grössten Teil der Bodensubstanz bildet der extrem wasserdurchlässige, fein- bis mittelkiesige Flussschotter, der mit mehr oder weniger Grobsand vermischt sein kann. Als Folge der speziellen Drainageverhältnisse eines solchen

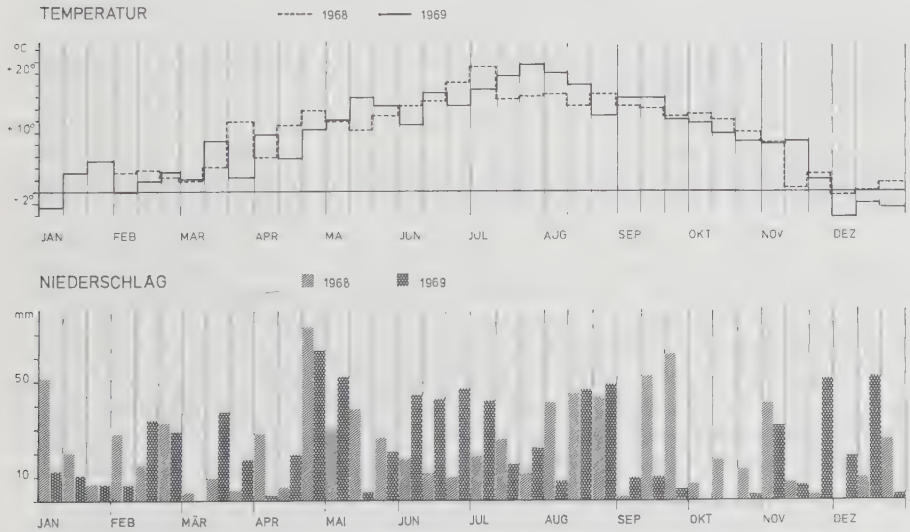

Abb. 17. Lokalklima des Untersuchungsgebietes (Mittelwerte der Monatsdrittel)

Gemisches enthält der Boden nur eine minimale Haftwassermenge. Der Grundwasserspiegel der «Ile du Rhin» liegt deshalb auch zu Hochwasserzeiten des Rheins in 1–2 m Tiefe (MOOR, 1962).

Auf Grund der beschriebenen edaphischen Verhältnisse erwartet man auf der Rheininsel einen zu allen Jahreszeiten sehr trockenen Boden, der im Sommer praktisch ausdörrt. Der nördlich der Kembser Schleuse gelegene Teil der Insel sowie das elsässische Kanalufer entsprechen auch tatsächlich dem erwarteten Bild. Vielerorts ist der Schotterboden nicht oder nur von extremen Xerophyten bewachsen.

Der südliche Teil der Insel, Niederau-Wört, zeigt trotz der schlechten Wasserkapazität des Sand-Schotter-Gemisches eine andere Situation. Das durch einen Damm begrenzte Gelände liegt durchschnittlich etwa 4 m unter dem Wasserspiegel des Kanals und erfährt dadurch eine günstige Unterfeuchtung des Bodens. Unter der isolierenden Moosschicht bleibt die Bodenfeuchtigkeit in diesem Gebiet sogar im Hochsommer relativ hoch.

4.4. Vegetation

Die Korrektion des Rheinlaufs und die damit verbundene Senkung des Grundwasserspiegels haben in verschiedenen Gebieten der Oberrheinebene zu Versteppungen geführt.

In dem von mir untersuchten Teil der «Ile du Rhin» konnten sich hingegen auf Grund der erwähnten speziellen Bodenverhältnisse stellenweise noch ursprüngliche Pflanzengesellschaften halten. Zwischen dem Altrheinufer und den künstlich geschaffenen Standorten entlang des Rheinseitenkanals breitet sich eine ausserordentlich mannigfaltige Vegetation aus.

Längs des ursprünglichen Rheinlaufs, im Überschwemmungsgebiet des Flusses, stehen noch Rudimente der ehemals wahrscheinlich ausgedehnten, flussbegleitenden Aue mit verschiedenen Weiden-Arten *(Salix sp.)*. Ein dem eigentlichen Inselufer vorgelagerter Silberweiden-Streifen *(Salix alba* L.*)* ist in jüngster Zeit, im Verlauf der industriellen Erschliessung des Gebietes, bereits weitgehend abgeholzt worden. Lianen der Waldrebe *(Clematis Vitalba* L.*)*, als typische Lebensformen des Auenwaldes, sind in den flussnahen Waldgebieten noch sehr häufig anzutreffen.

Grössere Flächen der nährstoffreichen Uferzone werden von Ruderal-Gesellschaften eingenommen, in denen vor allem Brennesseln *(Urtica sp.)*, Drüsiges Springkraut *(Impatiens glandulifera* ROYLE*)*, Spätblühende Goldrute *(Solidago gigantea* AIT.*)* und Brombeere *(Rubus sp.)* vorkommen.

Der grösste Teil des nicht landwirtschaftlich oder industriell genutzten Gebietes der «Ile du Rhin» trägt lichten Wald, durchsetzt von offenen Trocken- oder Halbtrockenrasen. Die Baumschicht setzt sich hauptsächlich aus Stiel-Eichen *(Quercus Robur* L.*)*, Robinien *(Robinia Pseudo-Acacia* L.*)*, Sommer-Linden *(Tilia platyphyllos* SCOP.*)* und Hasel *(Corylus Avellana* L.*)* zusammen.

Daneben finden sich verschiedene Übergangsformen mit einer mehr oder weniger dicht ausgebildeten Strauchschicht, in der als dominierende Arten Liguster *(Ligustrum vulgare* L.*)*, Eingriffliger Weissdorn *(Crataegus monogyna* L.*)* und Gemeiner Kreuzdorn *(Rhamnus cathartica* L.*)* vorkommen. Stellenweise konnten sich bereits reine Goldrutenfelder entwickeln.

Auf den durch den Kanalbau künstlich geschaffenen Flusskiesstandorten entfalten sich typische Pionierassoziationen. Nach MOOR (1962) treten auf sol-

chen trockenen Kiesflächen zunächst Vertreter der Weidenröschen-Hundsbraunwurz-Gesellschaft *(Epilobio-Scrophularietum)* auf. Die natürliche Entwicklung der Besiedlung verläuft zur Sanddorn-Sauerdorn-Gesellschaft *(Hippophao-Berberidetum).* Diese Trockengebüsch-Gesellschaft macht den grössten Teil der kanalnahen Vegetation aus. Gebietsweise wird die Baum- und Strauchschicht ausschliesslich von Sanddorn *(Hippophaë Rhamnoides* L.*)* und der für diesen Assoziationstypus ebenfalls charakteristischen Schwarzpappel *(Populus nigra* L.*)* gebildet.

Eingestreut in die Sanddorn-Gesellschaft sind Flächen mit mehr oder weniger ausgeprägten Trockenrasen *(Xerobrometum)* und Halbtrockenrasen *(Brachypodietum)* anzutreffen. Zu den häufigsten Arten dieser Assoziationstypen gehören die Aufrechte Trespe *(Bromus erectus* HUDS.*)*, das Pfeifengras *(Molinia coerulea littoralis* MÖNCH*)*, mehrere Arten von Riedgräsern *(Carex sp.)* und als besonders auffällige Formen verschiedene *Orchidaceae.*

Schliesslich gedeiht entlang dem Fuss des Kanaldammes in Schattenlage ein feuchter Waldstreifen, worin vor allem Stiel-Eiche, Schwarzpappel, Liguster, Eingriffliger Weissdorn, Faulbaum *(Frangula Alnus* MILL.*)* und Wolliger Schneeball *(Viburnum Lantana* L.*)* vorkommen.

Für einige typische Standorte der «Ile du Rhin» wurden detaillierte botanische Aufnahmen gemacht (s. Kap. 5.4.2.).

4.5. Wirbeltierfauna

Die «Ile du Rhin» ist ein Vogelschutzgebiet und steht unter dem Patronat der «Ligue Haute-Rhinoise pour la protection des oiseaux». Sie beherbergt eine besonders reiche und vielfältige Vogelfauna. Zu den auffälligsten und häufigsten Arten gehören: Jagdfasan *(Phasianus colchicus* L.*)*, Roter Milan *(Milvus milvus* L.*)*, Mäusebussard *(Buteo buteo* L.*)*, Dohle *(Corvus monedula* L.*)*, Turteltaube *(Streptopelia turtur* L.*)*, Eichelhäher *(Garrulus glandarius* L.*)* und Pirol *(Oriolus oriolus* L.*)*. Daneben bevölkern zahlreiche Wasservögel die Ufer des alten Rheinlaufs und die Felsen der Isteiner Schwelle.

Als mögliche Wirtstiere der untersuchten Zeckenart *D. reticulatus* kommen vor allem Säugetiere in Frage. In meinen Untersuchungen konnte ich allerdings ausser Kleinnagern und Insektivoren keine anderen, vor allem grösseren Säugetiere auf Zeckenbefall kontrollieren, da auf der «Ile du Rhin» die Jagd verboten ist.

In Form einer Inventarliste sollen hier aber alle im Untersuchungsgebiet vorkommenden Säugetierarten, als potentielle Wirtstiere von *D. reticulatus*, aufgeführt werden.

Folgende Arten wurden angetroffen:

Wildschwein *(Sus scrofa* L.*)* (Relativ zahlreich; Gruppen von bis zu vier adulten Tieren; viele Wühlstellen und stark ausgetretene Wechsel).

Reh *(Capreolus capreolus* L.*)* (Eher selten. Reh und Wildschwein überqueren nach Angaben des Schleusenpersonals schwimmend oder über die Schleusenbrücke den Kanal. Ähnliches dürfte für den Altrhein gelten [Isteiner Schwelle]).

Fuchs *(Vulpes vulpes* L.*)* (Im Winter Spuren gesehen).

Feldhase *(Lepus europaeus* PALLAS*)*

Wildkaninchen *(Oryctolagus cuniculus* L.*)* (Wahrscheinlich durch Myxomatose dezimierte Bestände).

Eichhörnchen *(Sciurus vulgaris* L.*)*

Wanderratte *(Rattus norvegicus* BERKENHOUT*)* (Nur am Ufer des Altrheins).

Gartenschläfer *(Eliomys quercinus* L.*)*

Rötelmaus *(Clethrionomys glareolus* SCHREBER*)*

Waldmaus *(Apodemus sylvaticus* L.*)*
Gelbhalsmaus *(Apodemus flavicollis* MELCHIOR*)*
Maulwurf *(Talpa europaea* L.*)*
Waldspitzmaus *(Sorex araneus* L.*)*
Feldspitzmaus *(Crocidura leucodon* HERMANN*)*

Die sieben letztgenannten Arten wurden im Verlauf der Untersuchungen in Käfigfallen gefangen oder tot gefunden (Maulwurf) und auf Ektoparasiten untersucht (s. Kap. 5.2.1.).

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, dass zwei Reptilienarten auf der «Ile du Rhin» recht häufig anzutreffen sind: Die Zauneidechse *(Lacerta agilis* L.*)* und die Blindschleiche *(Anguis fragilis* L.*)*.

5. FELD-UND LABORATORIUMSUNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE IMAGINES VON D. RETICULATUS

5.1. Verbreitung

5.1.1. Methoden

Zur Abklärung des Verbreitungsgebietes von *D. reticulatus* in der Gegend der «Ile du Rhin» übernahm ich die von MACLEOD (1933) entwickelte und später von MACICKA, ROSICKY und CERNY (1955) und NEGROBOV et al. (1965) modifizierte Schlepptuch- oder Fahnenmethode. Nach BOUCKOVA und DYK (1968) erwies sich diese Sammeltechnik im Vergleich mit anderen als die zweckmässigste und wirkungsvollste.

Ein an einem Stock befestigtes, 65 × 130 cm grosses Tuch aus Frottéstoff («Fahne») wird über die Vegetation gestreift und wirkt so als «künstlicher Wirt», an den sich eventuell vorhandene aktive Zecken anheften.

Die Verbreitung von *D. reticulatus* wurde während der Hauptaktivitätszeiten der Zecken, Frühling und Herbst, untersucht. In den als negativ bezeichneten Gebieten konnte ich während einer Suchzeit von 30 Minuten keine Zecken finden. *D. reticulatus* ist demnach dort sehr selten oder kommt gar nicht vor. Positiv bedeutet, dass während der gleichen Zeit mindestens eine Zecke gefunden wurde.

Neben der «Ile du Rhin» wurden auch das deutsche Altrheinufer und die an den Kanal anschliessenden elsässischen Gebiete in die Untersuchungen einbezogen.

Als weitere mögliche Sammelmethode testete ich die Verwendung von Kohlendioxyd, dessen attraktive Wirkung auf Zecken von GARCIA (1962 & 1969) nachgewiesen worden war. In Vorversuchen mit *I. ricinus* in einem stark verzeckten Gebiet erwies sich die von NOSEK und KOZUCH (1969; für *I. ricinus*, *Hämaphysalis inermis* und *H. punctata)* beschriebene Applikationsmethode als die günstigste.

Trockeneisblöcke von 500 g Gewicht werden im Testgelände ausgelegt und mit Bodenmaterial und weissen Stoffstücken, in meinen Versuchen mit Schlepptüchern, überdeckt. Im Falle von *I. ricinus*, die sehr rasch auf Kohlendioxyd anspricht, können die meisten Exemplare bereits während der ersten 30 Minuten vom Tuch abgelesen werden, was mit den Befunden von NOSEK und KOZUCH übereinstimmt. *D. reticulatus* reagiert hingegen nur sehr langsam auf das ausgelegte Trockeneis. Die ersten Zecken erscheinen nach 60 -90 Minuten auf den Schlepptüchern und ihre Gesamtzahl liegt stets weit unter derjenigen, der im gleichen Gebiet mit der Fahnenmethode gesammelten Exemplare.

Die Kohlendioxydmethode kann also auf *D. reticulatus* angewendet werden, ist aber für meine Untersuchungen in Bezug auf Wirksamkeit der Fahnenmethode unterlegen und deshalb nicht übernommen worden.

5.1.2. Vorkommensgebiet

Entsprechend dem endo-exophilen Verhalten der Art *D. reticulatus* (s. Kap. 2.3.) werden mit der Schlepptuchmethode erwartungsgemäss nur die Imagines erfasst. Die im folgenden aufgeführten Beobachtungen über das Vorkommen der Zecken und die darauf beruhende Verbreitungskarte (s. Abb. 16 und 18) beziehen sich ausschliesslich auf Funde von adulten Zecken.

D. reticulatus kommt nur in den noch relativ unberührten Gebieten der untersuchten Region vor. Hauptverzeckungsgebiete sind die von zahlreichen ausgeprägten Wildwechseln durchzogenen Sanddorn-Buschwälder der «Ile du Rhin». Auf den künstlich geschaffenen Schotterflächen beidseitig des Kanals, die ebenfalls hauptsächlich von Sanddorn bewachsen sind, fand ich die Art jedoch nie.

Die Zecke ist ebenfalls sehr häufig in den Übergangszonen zwischen Rasenflächen und lichtem Wald oder Buschwald anzutreffen. Sie meidet die offenen, im Sommer extrem trockenen Flächen des *Xerobrometum* und *Brachypodietum*. Ausnahmsweise konnte ich die Zecken in solchen Trocken- und Halbtrockenrasen auf Grashalmen an deutlich ausgetretenen Wildwechseln finden. Diese Fundorte bildeten aber stets die Ausläufer eines stärker verzeckten Buschgebietes, aus welchem der Wechsel herausführte.

Im feuchten und dichten Wald kommt *D. reticulatus* selten vor. An ihre Stelle tritt hier *I. ricinus*, eine Zecke, die im eigentlichen Vorkommensgebiet von *D. reticulatus* nur vereinzelt auftritt. Nach meinen Beobachtungen schliessen sich die beiden Arten in den meisten Gebieten gegenseitig aus.

Auf der Altrheinseite der Insel ist *D. reticulatus* recht häufig in der ursprünglichen Uferzone anzutreffen. Die Zecke fehlt nur an denjenigen Stellen, wo die primäre Vegetation von Unkraut-Gesellschaften *(Solidago, Urtica,* etc.*)* verdrängt worden ist.

Auf den Schotterflächen nördlich der Schleuse, die zum Teil industriell erschlossen sind (Kieswerke), kommt *D. reticulatus* nicht vor. Der Grund dafür ist einerseits der Mangel an geeigneten Wirtstieren, andererseits die extreme mikroklimatische Situation des Kiesbodens (s. Kap. 4.3.). Im landwirtschaftlich genutzten Gebiet des südlichsten Teils der Insel (Märkter Kopf) fand ich die Zecke ebenfalls nie. Das Fehlen von Zecken auf Kulturland dürfte auf die, durch die Bearbeitung des Bodens verursachten Veränderungen des Mikroklimas zurückzuführen sein. Nach ENIGK (1954) genügt es vielfach schon, eine Wiese mit tiefgreifender Egge zu bearbeiten um die Zecken zu vernichten.

Ausserhalb der «Ile du Rhin» kommt *D. reticulatus* nur in einem relativ schmalen Streifen hinter dem eingedämmten deutschen Ufer des Altrheins vor, dessen Vegetation sich mit derjenigen des Inselinnern vergleichen lässt (s. Abb. 16 und 18). Auffällig ist auch hier, dass die Zecke in den künstlich geschaffenen Gebieten, in diesem Fall in dem durch verschiedene Korrektionen veränderten Flussufer, fehlt.

Im übrigen, mit dem Schlepptuch kontrollierten Bezirk, dem an den Kanal bzw. Altrhein anschliessenden Hinterland, wurde nur ein einziges Exemplar von *D. reticulatus* gefunden. Der Fundort liegt zwischen den Weihern des «Kirche-

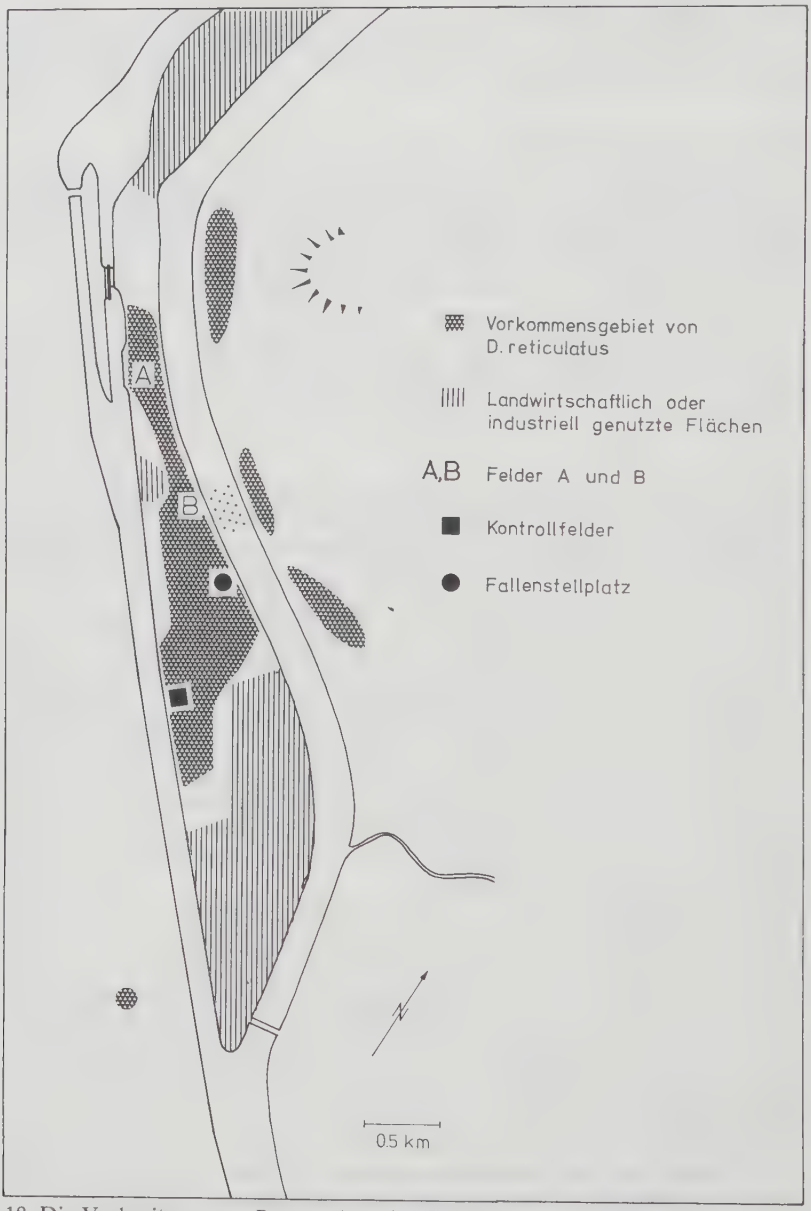

Abb. 18. Die Verbreitung von *D. reticulatus* im Gebiet der «Ile du Rhin»

nerkopfs», nördlich von Village-Neuf (s. Abb. 18). Möglicherweise wurde dieses einzelne Männchen von einem Wirtstier dorthin verschleppt. Trotz intensiven Suchens konnte ich an dieser Stelle keine weiteren Zecken entdecken.

Die «Ile du Rhin» (Niederau-Wört) bildet demnach zusammen mit dem gegenüberliegenden deutschen Ufer ein isoliertes Vorkommensgebiet von

D. reticulatus. Die Zecke ist eine in diesem Gebiet heimische, wenn auch nur endemisch auftretende Art. Ihre Verbreitung ist auf gewisse ursprüngliche und unberührte Flächen beschränkt. Als limitierende Faktoren können extrem trockene Bodenverhältnisse und die Beeinflussung der Landschaft durch menschliche Tätigkeit (Landwirtschaft und Industrie) eine Rolle spielen (s. auch Immler et al., 1970).

5. 2. Jahreszeitliches Auftreten

5. 2. 1. Methoden

Zur Bestimmung der saisonalen Aktivität der Zeckenpopulation im untersuchten Gebiet wurden zwei durch frühere Kontrollen als zeckenreich befundene Gebiete, Feld A und B, genauer untersucht (s. Abb. 18). Feld A, in der Nähe der Schleuse gelegen, umfasst ein grösseres Stück Sanddorn-Buschwald mit Streifen der anstossenden Trocken- bzw. Halbtrockenrasen. Feld B befindet sich in einem offenen, lichten Waldstück auf der Altrheinseite der «Ile du Rhin». Die Strauchschicht ist stellenweise sehr dicht entwickelt; dazwischen ist der Waldboden von Gras bewachsen.

Die Grösse der Felder beträgt je ungefähr 150 × 300 m. Während eines Jahres wurden darin zweimal monatlich mit dem Schlepptuch Zecken gesammelt. Allerdings konnten gewisse zeitliche Verschiebungen nicht vermieden werden, da nur an regenfreien Tagen und bei trockener Vegetation gearbeitet wurde, um einheitliche, optimale Sammelergebnisse zu erhalten.

Die mit Schlepptuch bestrichene Bahn wurde innerhalb der beiden Felder zufällig gewählt. Nach je 20 Schritten wurde das Schlepptuch kontrolliert und eventuell anhaftende Zecken wieder ausgesetzt. Die Sammelzeit war bei jeder Kontrolle auf 30 Minuten beschränkt. Diese zeitliche und methodische Standardisierung erlaubt einen quantitativen Vergleich der Sammelergebnisse im Verlauf des Jahres.

Neben der allgemeinen saisonalen Aktivität von *D. reticulatus* überprüfte ich speziell die Möglichkeit der Überwinterung und Übersommerung der Zekken. Zu diesem Zweck wurden in einer ersten Versuchsserie markierte Imagines an mit Pfählen gekennzeichneten Stellen ausgesetzt. Die Aussetzungen erfolgten jeweils erst zu Beginn des Sommers, bzw. Winters, um zu verhindern, dass zu viele Zecken durch vorbeikommende Tiere verschleppt wurden.

Die für die Zecken verwendeten Markierungsmethoden erwiesen sich im Laboratoriumsversuch als unschädlich. Es wurden nur frisch gefangene Exemplare verwendet. Einige Tiere wurden am caudalen Teil des Scutums mit Nagellack (Cutex) gekennzeichnet. Andere Zecken markierte ich durch Amputation eines Tarsus, im allgemeinen am vierten Bein. Durch kombiniertes Amputieren mehrerer Beinglieder, mit Ausnahme des ersten Beinpaares (Haller'sches Organ), ist eine individuelle Markierung möglich.

In einer zweiten Versuchsserie zur Kontrolle der Übersommerung, bzw. Überwinterung wurde noch eine weitere Methode angewendet (s. Abb. 19). 25 cm dicke Grasziegel mit einer Fläche von 30 × 30 cm wurden ausgestochen, mit Nylon-Gaze unterlegt und wieder im Boden eingelassen. Die markierten Zekken wurden darauf ausgesetzt, und die Gaze wurde in etwa 50 cm Höhe zusammengerafft und zu einem Sack verschnürt. Das Ganze wurde mit Stöcken gestützt, sodass die eingeschlossenen Grashalme nicht geknickt und die Zecken in ihrem Kletterverhalten nicht eingeschränkt wurden.

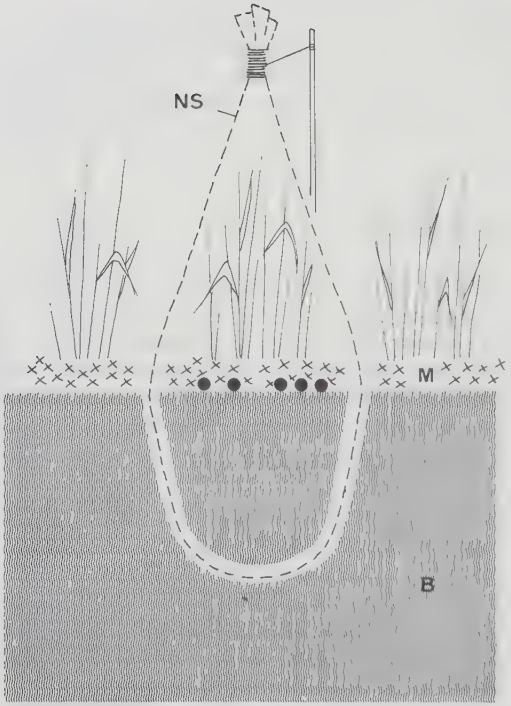

Abb. 19. Gazesackmethode zur Ermittlung des Überwinterungs-, bzw. Übersommerungsortes der Imagines von *D. reticulatus*
NS Sack aus Nylongaze
B Sand/Kies-Boden (wenig Humus)
M Moos- und Laubschicht
● Inaktive Zecken

Solche, durch Nylon-Gaze abgetrennte «Mikrobiotope» wiesen die gleichen edaphischen und klimatischen Bedingungen auf wie ihre Umgebung. Sie dienten vor allem dazu, den natürlichen Überwinterungs-, bzw. Übersommerungsort der adulten Zecken zu ermitteln.

5. 2. 2. Saisonale Aktivität

Die für die beiden gewählten Gebiete ermittelten Aktivitätskurven der Imagines von *D. reticulatus* stimmen in ihrem Verlauf grundsätzlich überein (s. Abb. 20). Die Zecke hat im Verlauf eines Jahres zwei Hauptaktivitätszeiten: Die erste im Frühling (März Anfang Mai), die zweite im Herbst (September - November).

Die ersten aktiven Zecken erscheinen kurz nach dem Verschwinden der Schneedecke auf der Vegetation. Im Untersuchungsjahr 1967 war dies bereits Ende Februar der Fall. Bis Anfang Mai sind sie sehr häufig. Danach nimmt ihre Zahl relativ rasch ab. Im Hochsommer konnte ich in Feld A keine, im stärker beschatteten Feld B nur sehr wenige aktive Zecken finden. Der Rückgang der Populationsdichte hat zwei verschiedene Gründe. Einerseits dürfte ein grosser Teil der Zecken im Frühling ein geeignetes Wirtstier finden. Andererseits haben

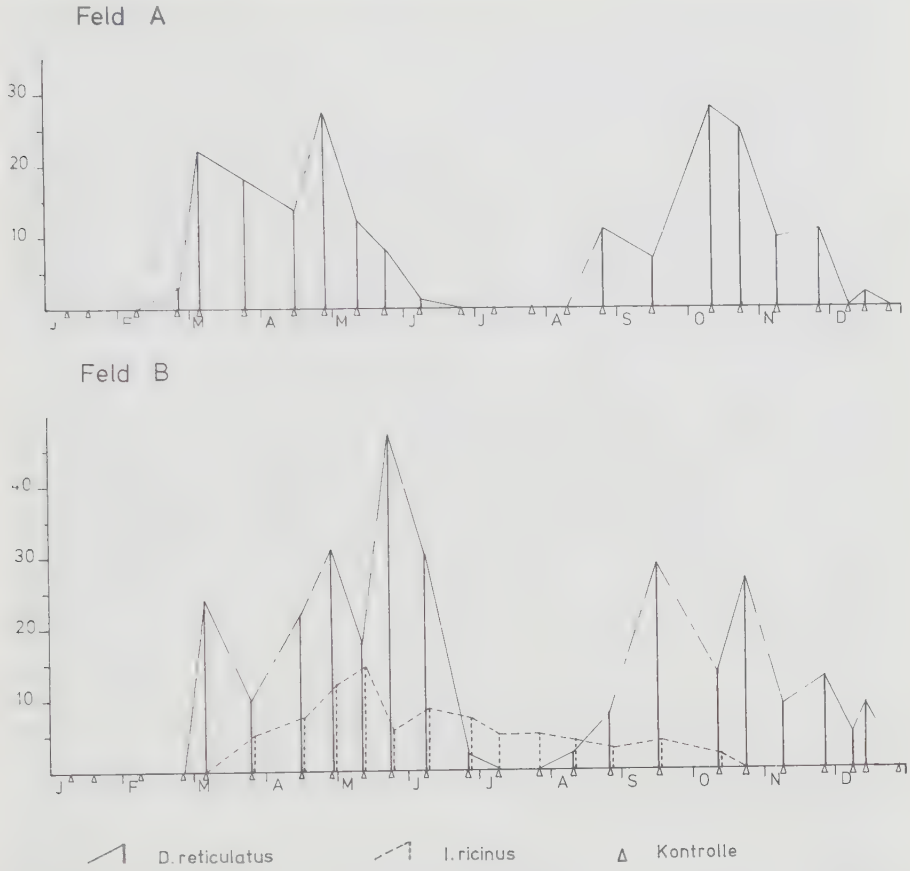

Abb. 20. Saisonale Aktivität der Imagines von *D. reticulatus*

aber auch die zu Beginn des Sommers sich verändernden klimatischen Verhältnisse einen limitierenden Einfluss auf die Aktivität der Zecken.

Nach der Sommerpause erreicht die Aktivitätskurve das zweite, schwächer ausgebildete Maximum im Herbst. Aktive Zecken können noch bis Ende Dezember, d. h. noch nach den ersten Frosttagen gefunden werden. *D. reticulatus* kann also sogar bei sehr niederen Temperaturen aktiv bleiben. Erst gegen Jahresende beginnt die zweite inaktive Phase der Zecken. Die Winterpause dauert etwa so lange wie die Schneedecke bestehen bleibt.

In einigen feuchten und schattigen Teilen des Feldes B konnte ich regelmässig auch *I. ricinus* finden. Vergleichsweise ist deshalb in Abbildung 20 ebenfalls die Jahresaktivitätskurve dieser Zeckenart dargestellt. Sie weicht deutlich von derjenigen für *D. reticulatus* ab. Die Hauptaktivität der Imagines von *I. ricinus* fällt ungefähr mit der Frühlings-Hauptaktivität von *D. reticulatus* zusammen. Im Gegensatz zu *D. reticulatus* zeigt *I. ricinus* jedoch keine Sommerpause, ist also während der ganzen warmen Jahreszeit aktiv. Im Herbst, d. h. während der zweiten Hauptaktivität von *D. reticulatus*, nimmt die *I. ricinus*-Population

allmählich ab. Im Unterschied zur zweigipfligen Jahresaktivitätskurve von *D. reticulatus* bildet diejenige von *I. ricinus* nur ein ausgeprägtes Maximum.

5. 2. 3. Überwinterung und Übersommerung

Die Überwinterung der Imagines von *D. reticulatus* ist nach meinen Beobachtungen möglich. Von den Ende November ausgesetzten, markierten Zecken wurde ein Viertel bei Wiederbeginn der Aktivität (19. Februar bis 13. März) gefunden. Im Gazesack betrug die Überwinterungsrate 55 %. Die Verluste während der inaktiven Phase waren also ziemlich beträchtlich. Es sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, dass Imagines mit dem Schlepptuch noch im Dezember gefunden wurden. In dieser Zeit fand ich aber auch verschiedentlich tote Zecken an den Spitzen von Grashalmen festgeklammert, die offensichtlich erfroren waren.

Zur Bestimmung des eigentlichen Überwinterungsortes von *D. reticulatus* wurde Anfang Februar ein Gazesack ausgegraben und kontrolliert. Zu diesem Zeitpunkt war der Boden noch hart gefroren und von einer dünnen Schneeschicht bedeckt. Die Zecken befanden sich knapp über dem gefrorenen Boden in der Moosschicht, welche durch Laub und Schnee isoliert ist. Alle gefundenen Zecken waren immobil, befanden sich also in einem Zustand der physiologischen Ruhe. Nachdem sie ins Laboratorium gebracht worden waren, begannen sie nach wenigen Minuten im Sammelgefäss herumzuklettern. Der auslösende Faktor für den Beginn, aber auch für die Beendigung der Winterpause dürfte die Temperatur sein. Die Imagines verbringen die kälteste Jahreszeit in einer Kältestarre (verminderter Stoffwechsel) in der mikroklimatisch günstigen Moosschicht.

Auf Grund meiner Untersuchungen konnte ich feststellen, dass adulte Zecken der Frühlingspopulation nach einer mehr oder weniger deutlich ausgebildeten Sommerpause im Herbst wieder aktiv werden können. Die inaktive Phase während der Sommermonate ist aber nicht obligatorisch. Zecken, die in trockenen und sehr sonnigen Gebieten vorkommen, werden bereits im Mai inaktiv. Sie geben ihre Warteplätze auf Grashalmen auf und verkriechen sich, wie zu Beginn der Winterruhe, in der feuchten Moosschicht. Sie erscheinen erst wieder Ende August oder Anfang September.

Die an schattigen Plätzen ausgesetzten Zecken bleiben hingegen während der ganzen «ungünstigen» Zeit aktiv auf der Vegetation. Die Sommerinaktivität ist demnach eine Folge der mikroklimatischen Bedingungen, insbesondere der Feuchtigkeit ihres jeweiligen Aufenthaltsortes. Dies erklärt die vereinzelten Funde im Sommer.

Im Gegensatz zur Überwinterung handelt es sich bei der Sommerpause von *D. reticulatus* nicht um eine Diapause, d. h. eine immobile Phase mit verminderter Stoffwechseltätigkeit. Die Zecken verbleiben vielmehr abwartend während der trockensten Zeit im bodennahen feuchten Mikroklima ohne ihre Bewegungsfähigkeit einzubüssen. An günstigen Orten können sie sich auch während der Sommermonate in ihrer natürlichen Warteposition auf der Vegetation aufhalten.

5. 3. Verhalten

5. 3. 1. Methoden

Im Verlauf der Felduntersuchungen auf der «Ile du Rhin» hatte ich häufig Gelegenheit zu Beobachtungen über das individuelle Verhalten der in der Vege-

tation auf ein Wirtstier lauernden Imagines. In stark verzeckten Gebieten oder an den Aussetzstellen der markierten Tiere suchte ich die Zecken oft «von blossem Auge», d. h. ohne das Schlepptuch zu benützen. Bei solchen Funden wurden Wartehöhe, Warteposition, Art der Pflanze, eventuell Entfernung vom Aussetzort etc. notiert. Auf Grund der grossen Zahl dieser Beobachtungen ist es möglich, das Verhalten der Imagines von *D. reticulatus* im untersuchten Biotop zu charakterisieren.

In einigen Fällen schien es interessant, die in der Natur gewonnenen Befunde im Experiment zu überprüfen. Zu diesem Zweck wurden einfache «künstliche Mikrobiotope» verwendet (s. Abb. 21). Diese bestehen aus dünnen Grundbrettchen mit mehreren Reihen Löchern, in welche je nach Bedarf Grashalme verschiedener Länge als Kletterpflanzen für Zecken eingesetzt werden können. Das Ganze steht auf vier Metallbeinen in einem Wasserbecken, um einerseits das Entweichen der Zecken zu verhindern und andererseits eine genügend hohe Luftfeuchtigkeit zu erreichen. Die Mikrobiotope werden in einem vor Zugluft geschützten Raum aufgestellt und bei Zimmertemperatur gehalten.

In einer Versuchsserie zur Kontrolle der Tag-Nacht-Aktivität der Zecken wurde der «künstliche Mikrobiotop» im Freien, d. h. bei natürlichen Witterungsbedingungen aufgestellt und in regelmässigen, zeitlichen Abständen photographiert.

5. 3. 2. Wartehöhe

Im untersuchten Gebiet kommt D. reticulatus in der Hauptaktivitätszeit mit wenigen Ausnahmen nur auf den hohen Halmen des Pfeifengrases (*Molinia coerulea* (L.) MOENCH) und der Aufrechten Trespe (*Bromus erectus* HUDS.) vor (s. Abb. 22). Beide Arten werden bis zu 100 cm hoch, *Molinia* eventuell bis 150 cm. Die übrigen vorkommenden Gräser und Kräuter sind bedeutend niedriger und selten von Zecken besetzt.

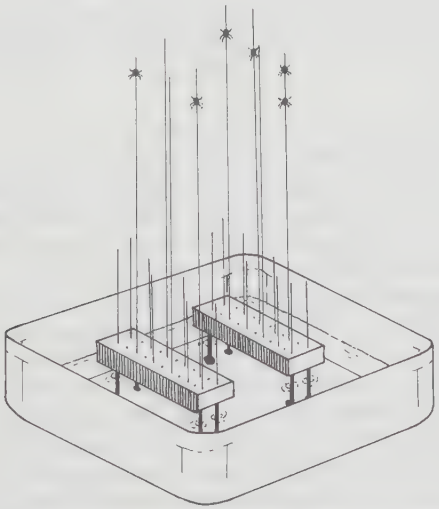

Abb. 21. «Künstlicher Mikrobiotop» mit eingesetzten Halmen und Imagines von *D. reticulatus* in Erwartenspose (Erklärung im Text)

Abb. 22. Bevorzugte Wartepflanzen der Imagines von *D. reticulatus:* Hohe Halme von *Molinia coerulea* und *Bromus erectus* (dahinter Sanddornbüsche)

Die Zecken halten sich durchschnittlich in einer Höhe von 55 cm auf. Bei niederen Halmen (30–40 cm) sitzen sie an oder unmittelbar unter der Spitze, bei hohen Halmen können sie sich ausnahmsweise bis zu 40 cm unter derselben befinden.

Es sei darauf hingewiesen, dass bei der von den Zecken hauptsächlich besetzten Höhe von 45–70 cm die Wahrscheinlichkeit ein Wirtstier, d. h. ein grösseres Säugetier (Wildschwein, Reh) zu erreichen am grössten ist. Die Bevorzugung der hohen Halme der beiden genannten Arten würde damit eine sinnvolle Erklärung finden.

Auf niederen Wartepflanzen kommen die Zecken nur zu Beginn ihrer ersten Aktivitätsphase vor, d.h. zu einer Zeit, in der sich die meisten Halme nach der Schneeschmelze noch nicht aufgerichtet haben. Ende Februar sind 60 % der aktiven Zecken auf den untersten dünnen Ästchen des Sanddorns (*Hippophaë Rhamnoides* L.), in einer durchschnittlichen Wartehöhe von nur 30 cm zu finden. Später im Jahr sind die Funde auf Sanddorn selten.

Auf Grund der genannten Beobachtungen kann festgestellt werden, dass *D. reticulatus* unter natürlichen Bedingungen eine deutliche Tendenz zu hohen Wartepflanzen zeigt.

Im «künstlichen Biotop» und mit Imagines aus der Zucht konnte ich die Befunde aus den Feldbeobachtungen bestätigen. Auf glatten, 40–80 cm hohen Halmen setzten sich 80 % der kletternden Zecken an der Spitze fest. Die restlichen blieben am unteren Teil der Halme, in 5–10 cm Höhe. Verzweigungen an Grashalmen, d.h. die durch Blatt und Halm gebildeten Winkel, verhinderten, unabhängig von ihrer Höhe, das Weiterklettern der Zecken in 95 % der beobachteten Fälle. Etwa ein Drittel der in diesen Versuchen eingesetzten Zecken klet-

terten allerdings überhaupt nicht. Sie blieben am Rand des Grundbrettchens oder verkrochen sich darunter und zeigten auch während längerer Versuchszeiten keine weitere Aktivität. Die Ursachen dieses Verhaltens konnten nicht festgestellt werden.

5.3.3. Warteposition

Die auf der Vegetation lauernden Zecken nehmen eine charakteristische Ruhe- oder Wartestellung ein. Imagines von *I. ricinus* richten sich auf vertikalen Halmen oder Zweigen mit dem Capitulum nach oben (Lees, 1948; Davydova, 1957). Die untersuchten *Dermacentor*-Arten sitzen hingegen mit abwärtsgerichtetem Capitulum auf ihren Wartepflanzen (Macicka, Rosicky & Cerny, 1955 und Davydova, 1957, bei *D. marginatus;* Macicka, Nosek & Rosicky, 1956, bei *D. pictus [D. reticulatus]).*

Die von mir im Feld und im «künstlichen Biotop» beobachteten Zecken nahmen auf hohen glatten Halmen stets die natürliche, abwärts gerichtete Wartestellung ein. Wurde die Kletterbewegung jedoch durch irgendein Hindernis gehemmt, verharrten die Zecken durchwegs in der unnatürlichen, aufwärts gerichteten Position. Dies war beispielsweise der Fall auf sehr kurzen Halmen (5–10 cm), unterhalb von Stengelknoten oder Ähren, unterhalb anderer Zecken und bei sich kreuzenden Halmen.

Werden wartende Zecken durch einen günstigen Reiz stimuliert, nehmen sie sofort eine typische Bereitschaftsstellung ein um ein möglicherweise vorbeikommendes Wirtstier erfassen zu können. *I. ricinus* führt dabei mit dem ersten Beinpaar suchende Bewegungen aus (Lees, 1948, Davydova, 1957). *D. reticulatus* hält sich nur mit dem dritten Beinpaar fest, während die drei anderen Beinpaare über dem Rücken emporgekrümmt und bereit gehalten werden. Im Experiment nahmen die Imagines von *D. reticulatus* die Bereitschaftsstellung bei Einwirkung folgender Reize ein: 1. Erschütterung (Berühren des Halms), 2. Beschattung, 3. CO_2 (Atem) und 4. Wärme (nahes Vorbeiführen eines warmen Gegenstandes) (Geordnet nach abnehmender Wirksamkeit). Alle diese einwirkenden Faktoren können bei der Wirtsfindung von entscheidender Bedeutung sein.

5.3.4. Kletterverhalten

Über das Verhalten von Zecken in der freilebenden Phase ihres Zyklus ist noch sehr wenig bekannt. Die meisten Untersuchungen sind experimenteller Natur und beschäftigen sich vorwiegend mit reizphysiologischen Problemen. Die ersten Untersuchungen über das Kletterverhalten von hungrigen Zecken stammen von Lees (1948). In seiner Arbeit über die Sinnesphysiologie von *I. ricinus* zeigt er, dass Zecken nach Erreichen der Spitze eines Glasstabes mehrmals hinauf- und hinabklettern. In einer späteren Arbeit (1951) untersuchten Lees und Milne die Verschiebungen von *I. ricinus* in der Vegetationsschicht und beobachteten ähnliche oszillierende Kletterbewegungen. Goldsmid (1967) stellt das gleiche Verhalten bei Larven von *Boophilus decoloratus* Koch fest.

Im «künstlichen Mikrobiotop» verfolgte ich die Kletterspur einzelner Imagines von *D. reticulatus* auf 40–60 cm hohen Halmen. Die Zecken erkletterten die Spitze des Halms etappenweise mit mehreren kürzeren oder längeren Ruhepausen. Beim Erreichen der Spitze führten sie lebhafte Suchbewegungen mit dem ersten Beinpaar aus. Nach kurzer Zeit kehrten sie um und kletterten

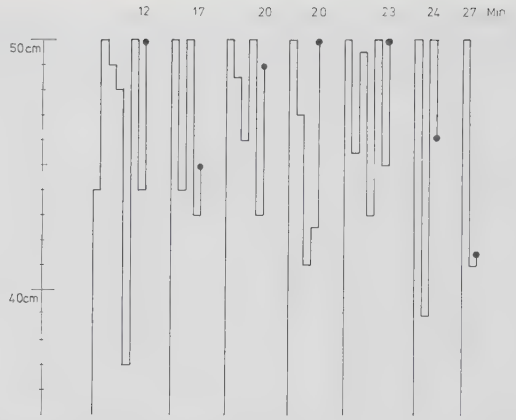

Abb. 23. Beispiele von typischen Klettermustern der Imagines von *D. reticulatus*

halmabwärts um wieder zu wenden und erneut hinaufzusteigen. Solche oszillierende Bewegungen können sich mehrfach wiederholen. Abbildung 23 zeigt einige typische Formen dieser Klettermuster. Im Gegensatz zu *I. ricinus* klettert *D. reticulatus* sehr langsam und nimmt die endgültige Position auf dem Halm meist schon nach kurzer Zeit und wenigen oszillierenden Bewegungen ein.

Vergleichsweise liess ich Imagines auf nur 5–10 cm hohe Halme klettern. Auf Grund des beschriebenen typischen Verhaltens gelangten sie nach dem ersten Abstieg wieder auf das Grundbrettchen. Nach einem kurzen Verharren oder eventuell nach einigen weiteren erfolglosen Kletterversuchen wechselten sie auf einen andern Halm über. Nur wenige Tiere blieben auf einem kurzen Halm. Das «Einpendeln» an der Halmspitze hatte zur Folge, dass sich die Zecken meist erst auf hohen Warteplätzen festsetzen.

Zur Überprüfung dieser Beobachtungen wurden Gruppen von 15 Imagines (10 ♀, 5 ♂) in Auswahlsituationen beobachtet. Die «künstlichen Mikrobiotope» wurden mit 5 hohen (65 cm) und 15 niederen (5 cm, 10 cm oder 20 cm) Halmen besetzt. Die Zahl der auf hohen und niederen Halmen sitzenden Zecken wurde während zehn Tagen (1. Tag = Ausgangssituation) notiert. Die Ergebnisse der vier Versuchsserien sind in Tabelle 8 dargestellt.

Die von den Zecken aus den jeweils angebotenen 15 niederen und 5 hohen Halmen, gewählten «Kletterpflanzen» lässt eine deutliche, signifikante Bevorzugung der hohen Halme erkennen. Dies kann durch einfache Anwendung eines Vorzeichentests auf die in Tabelle 8 angegebenen Verhältnisse der Situationen A, B und C gezeigt werden (Erwartungswert $[H_0]$ des Verhältnisses Zecken auf n : Zecken auf h = 3 : 1). Zudem lassen ein Vergleich der Verhältnisse zu Beginn der Beobachtungen (1. und 2. Tag) mit den Verhältnissen am Schluss des Versuchs (10. Tag) eine «Verbesserungstendenz» vermuten. In den meisten Fällen verschiebt sich das Verhältnis n : h zugunsten der hohen Halme. Das Zahlenmaterial ist allerdings zu klein, um durch einen statistischen Test erfasst werden zu können.

Ein zweiter Versuch mit der gleichen Zeckengruppe gelang nicht mehr. Die Zecken blieben in Wassernähe, meist auf der Unterseite des Grundbrettchens, und zeigten keine Kletterintentionen (s. auch Kap. 5.3.2.).

Tabelle 8

Das Kletterverhalten der Imagines von D. reticulatus in Auswahlsituationen

	1. Serie						2. Serie						3. Serie						4. Serie					
	A		B		C		A		B		C		A		B		C		A		B		C	
	n	h	n	h	n	h	n	h	n	h	n	h	n	h	n	h	n	h	n	h	n	h	n	h
1. Tag	1	0	1	3	1	1	2	1	5	4	5	4	0	0	0	0	0	0	6	3	1	1	1	2
2. Tag	4	4	5	4	4	6	2	1	5	4			1	5	1	3	1	3	2	6	3	7	5	7
3. Tag	1	8	5	8	6	8	2	1	6	3							1	4	2	9			6	7
4. Tag	0	8					2	1																
5. Tag							2	0																
6. Tag																								
7. Tag																								
8. Tag																								
9. Tag																								
10. Tag	0	8	5	8	6	8	2	0	6	3	5	4	1	5	1	3	1	4	2	9	3	7	6	7

n niedere Halme
h hohe Halme (65 cm)

A: 5 x h, 15 x n (5 cm)
B: 5 x h, 15 x n (10 cm)
C: 5 x h, 15 x n (20 cm)

5.3.5. Aktivität

Untersuchungen von MILNE (1947a) und LEES und MILNE (1951) zeigen, dass die Aktivität von *I. ricinus* verschiedenen Schwankungen unterworfen ist. Imagines und Nymphen bleiben nicht bewegungslos an den Spitzen von Grashalmen und Zweigen sitzen, sondern verschieben sich recht häufig in vertikaler Richtung. Dieses Verhalten wird wahrscheinlich durch eine stark hygropositive Reaktion gesteuert. Die in der feuchten Krautschicht verbrachten Ruhephasen dienen der Regulation des Wasserhaushaltes der Zecken.

Durch Markierungen von Wartepflanzen und Messung der Wartehöhe der darauf sitzenden Imagines konnte ich die Aktivität von *D. reticulatus* über längere Zeit verfolgen. Eine Gruppe von Zecken (12 ♀, 8 ♂) wurde während 8 Wochen (Oktober/November) beobachtet. Innerhalb der Beobachtungszeit wurden weder vertikale noch horizontale Verschiebungen festgestellt.

D. reticulatus wird also nach Erreichen einer günstigen Wartepflanze immobil und sesshaft. Nur durch Veränderung der klimatischen Bedingungen, etwa bei Sommer- oder Winteranfang, wird die Zecke veranlasst, die feuchtere Kraut- oder Moosschicht aufzusuchen (s. Kap. 5.2.).

Zur genaueren Überprüfung der Aktivität hielt ich 30 Imagines (21 ♀, 9 ♂) im «künstlichen Mikrobiotop» im Freien, d.h. unter natürlichen Bedingungen und photographierte sie täglich (8.00 und 18.00 Uhr).

Die Beobachtungen wurden vom 6. Oktober bis 5. November, d.h. noch in der günstigen Aktivitätszeit (s. Abb. 20) durchgeführt. Während der ersten drei Tage waren die Zecken sehr aktiv und veränderten verschiedentlich, hauptsächlich während der Nacht, ihre Positionen. Vom 4. bis 20. Tag verschob sich hingegen nur eine einzige Zecke. In den letzten 10 Tagen nahm die Zahl der auf den Halmen sitzenden Zecken kontinuierlich ab. Bei Versuchsabbruch befanden sich 10 Zecken unter dem Grundbrettchen (in Wassernähe!); 8 Zecken wurden tot aufgefunden. Möglicherweise ist das Hinabklettern der sonst eher sesshaften Zecken, ähnlich wie bei *I. ricinus* (MILNE, 1947a und LEES & MILNE, 1951), als eine Reaktion auf mikroklimatische Veränderungen (abnehmende Luftfeuchtigkeit) zu erklären.

5.3.6. Aktivitätsbereich

An markierten und ausgesetzten Zecken konnte ich den Aktivitätsbereich, d.h. die horizontale Verschiebung im natürlichen Biotop feststellen.

Wie bereits erwähnt, sind Zecken an günstigen Stellen sehr sesshaft. Ihre einzige Aktivität beschränkt sich auf den gelegentlichen Wechsel aus der Warte- oder Ruheposition in die Bereitschaftsstellung. Andererseits lassen die Ansammlungen der Zecken entlang einiger Wildwechsel sowie ihre Reaktion auf ausgelegtes Trockeneis (s. Kap. 5.1.) auf horizontale Verschiebungen schliessen.

Markierte Zecken wurden in günstigen Standorten (Sanddorn) stets in unmittelbarer Nähe des Aussetzortes gefunden. Im ungünstigen Biotop (Trockenrasen) betrugen die zurückgelegten Distanzen bis zu 170 cm (Mittelwert $\bar{x} = 61$ cm). Ein Abwandern in günstigere Gebiete, d.h. eine Migration im Sinne eines Biotopwechsels wurde nicht beobachtet. Im November ausgesetzte Imagines hatten sich nach der Winterpause ebenfalls nicht sehr weit von der Aussetzstelle entfernt. Die durchwanderten Strecken betrugen zwischen 20 und 200 cm ($\bar{x} = 102$ cm). Die einzige Ausnahme war ein Männchen, das 7 m vom Aussetzort an einem Wildwechsel gefunden wurde.

5.4. Die Bestimmung des eigentlichen Lebensraumes

5.4.1. Methoden

Zur Bestimmung des eigentlichen Lebensraumes der Zecke *D. reticulatus* innerhalb ihres Vorkommensgebietes auf der «Ile du Rhin» wählte ich sechs sich vegetationsmässig und in Bezug auf Lichtverhältnisse unterscheidende Kontrollfelder. Alle Felder liegen in einem durch frühere Suchaktionen als zeckenreich bekannten Gebiet (s. Abb. 17). Sie wurden 10 × 10 m gross gewählt und durch Pfosten markiert. Ihr gegenseitiger Abstand beträgt zwischen 5 und 10 m (s. Abb. 24). Für jedes Feld wurde eine detaillierte botanische Aufnahme gemacht.

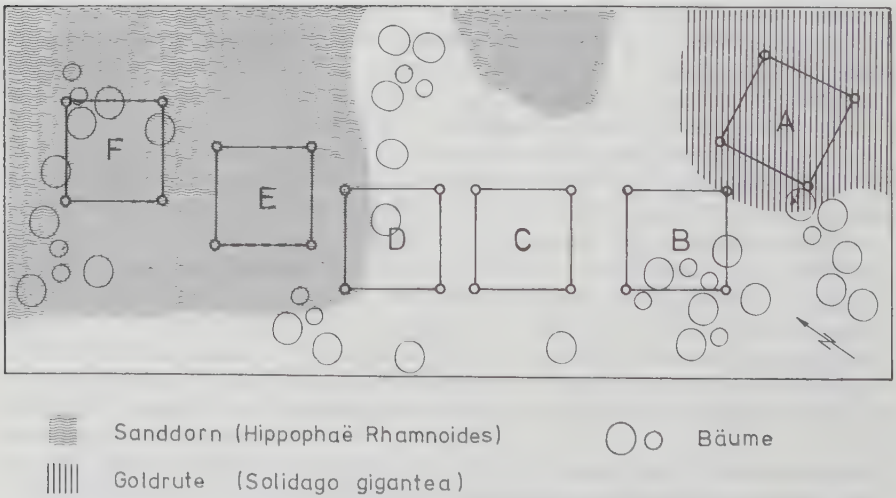

Abb. 24. Anordnung der Kontrollfelder (Planskizze)

Während zweier Jahre (1969 und 1970) wurden die Kontrollfelder in möglichst gleichmässigen zeitlichen Abständen mit dem Schlepptuch auf Zecken kontrolliert. Jedes Feld wurde Tuchbreite für Tuchbreite abgeschritten, und die gefundenen Zecken wurden wieder ausgesetzt. Dadurch konnte eine frühzeitige Erschöpfung des Zeckenbestandes innerhalb der gewählten Felder und damit eine Verfälschung der Sammelergebnisse vermieden werden. Abnehmende Bestände in den Kontrollfeldern bedeuteten also, dass Zecken entweder mit Wirtstieren verschleppt worden waren, sich am Anfang einer inaktiven Phase (Diapause) befanden oder gestorben waren.

5.4.2. Botanische Aufnahmen

Die sechs gewählten Kontrollfelder umfassen die wichtigsten Vegetationstypen des Vorkommensgebietes der Zecke (s. auch Kap. 4.4.). In den nach den botanischen Aufnahmen zusammengestellten Bestandeslisten sind die pro Feld gefundenen Arten, unterteilt in Baum-, Strauch- und Krautschicht, nach abnehmender Häufigkeit ihres Vorkommens geordnet. Für die einzelnen Strata sind die prozentualen Deckungsgrade (D) angegeben. Der Deckungsgrad (oder Dominanz) bezieht sich hier nicht auf die Individuenzahl der einzelnen Arten, sondern auf ihren flächenmässigen Anteil.

Eventuell vorkommende Charakterarten und Begleiter der wichtigsten Pflanzengesellschaften der «Ile du Rhin» sind in den Listen besonders gekennzeichnet, um die Zugehörigkeit der einzelnen Felder zu einem Assoziationstypus zu verdeutlichen.

Abb. 25. Kontrollfeld A: Goldrutenfeld (negativ)

Erklärung der Abkürzungen:

H *Hippophao-Berberidetum*

Xerobrometum (Trockenrasen)		*Brachypodietum* (Halbtrockenrasen)	
X	Charakterart	B	Charakterart
x	Begleiter	b	Begleiter

(nach MOOR, 1962)

3 2 1 + – Flächenmässiger Anteil der einzelnen Arten pro Kontrollfeld (Deckungsskala nach System BRAUN-BLANQUET).
D Flächenmässiger Deckungsgrad der Schicht (prozentual).

Kontrollfeld A (s. Abb. 25)

Kontrollfeld A liegt in einem reinen Goldrutenfeld *(Solidago gigantea* AIT.*)*. Solche Felder haben sich an verschiedenen Stellen der Insel unter Verdrängung der anderen Pflanzenarten entwickelt (s. Kap. 4.4.). Der Kiesboden dieses Feldes ist extrem trocken und trägt keine Moosschicht.

Kontrollfeld B (s. Abb. 26)

Dieses Feld umfasst den Rand einer offenen Grasfläche, die Züge von Trocken- und Halbtrockenrasen aufweist. Das Feld liegt im Schatten von Stiel-Eichen und Sträuchern des *Hippophao-Berberidetum*. Der von einer Moosschicht* bedeckte Boden bleibt auch im Sommer feucht. Vorkommende Arten:

Baum- und Strauchschicht, D = 30 %

	2	Quercus Robur L.	Stiel-Eiche
H	1	Crataegus monogyna JACQ.	Eingriffliger Weissdorn
H	1	Ligustrum vulgare L.	Liguster
H	+	Rhamnus cathartica L.	Gemeiner Kreuzdorn
H	+	Rubus sp.	Brombeere
H	–	Frangula Alnus MILL.	Faulbaum
H	–	Lonicera Xylosteum L.	Rote Heckenkirsche
H	–	Viburnum Lantana L.	Wolliger Schneeball

Krautschicht, D = 80 %

	3	Molinia coerulea (L.) MOENCH ssp. litoralis	Pfeifengras, Besenried
	2	Carex sp.	Segge
	1	Solidago gigantea AIT.	Spätblühende Goldrute
XB	+	Bromus erectus HUDS.	Aufrechte Trespe
b	+	Carex flacca SCHREB.	Schlaffe Segge
	+	Carex tomentosa L.	Filz-Segge
b	+	Festuca rubra L.	Zypressen-Wolfsmilch
XB	+	Euphorbia Cyparissias L.	Rot-Schwingel
	+	Valeriana officinalis L.	Gebräuchlicher Baldrian
	+	Vicia sativa L. ssp. obovata	Wicke
b	+	Viola hirta L.	Rauhaariges Veilchen

* Vorkommende Arten (gilt auch für die Felder C–F):
Scleropodium purum (L.) LIMPR.
Entodon orthocarpus (LA PYL.) LINDB.
Thuidium delicatulum (L. ap. HEDW.) MITTEN

Abb. 26. Kontrollfeld B: Grasfläche im Baumschatten

Abb. 27. Kontrollfeld C: Trocken- und Halbtrockenrasen (negativ)

XB	–	Allium sp.	Lauch
	–	Asparagus officinalis L.	Gemüse-Spargel
	–	Astragulus glycyphyllos L.	Süsser Tragant
XB	–	Carex verna CHAIX	Frühlings-Segge
B	–	Coronilla varia L.	Bunte Kronwicke
b	–	Galium Mollugo L.	Gemeines Labkraut
	–	Lathyrus pratensis L.	Wiesen-Platterbse
H	–	Melica nutans L.	Nickendes Perlgras
	–	Satureja Calamintha L.	Bergthymian
X	–	Taraxacum sp.	Löwenzahn

Kontrollfeld C (s. Abb. 27)

Die Krautschicht wird hauptsächlich von Charakterarten und Begleitern des *Xerobrometum* und *Brachypodietum* gebildet. Darunter fallen besonders die verschiedenen *Orchidaceae* auf. Im Aufwuchs finden sich die meisten der in den benachbarten Feldern vorkommenden Straucharten. Die Moosschicht ist nur schwach ausgebildet.
Vorkommende Arten:

Krautschicht, D = 80 %

XB	3	Bromus erectus HUDS.	Aufrechte Trespe
	2	Molinia coerulea (L.) MÖNCH ssp. litoralis	Pfeifengras, Besenried
xb	1	Festuca ovina L.	Schaf-Schwingel
XB	1	Helianthomum nummularium L.	Gemeines Sonnenröschen
b	+	Carex flacca SCHREB.	Schlaffe Segge
XB	+	Carex verna CHAIX	Frühlings-Segge
XB	+	Euphorbia Cyparissias L.	Zypressen-Wolfsmilch
XB	+	Potentilla verna L.	Frühlingsfingerkraut
	+	Solidago gigantea AIT.	Spätblühende Goldrute
B	–	Brachypodium pinnatum (L.) P.B.	Fieder-Zwenke
	–	Carlina vulgaris L.	Gemeine Eberwurz
	–	Cirsium arvense (L.) SCOP.	Acker-Kratzdistel
xb	–	Daucus carota L.	Möhre
	–	Genista tinctoria L.	Färber-Ginster
	–	Platanthera sp. (Orch.)	Breitkölbchen
	–	Hieracium sp.	Habichtskraut
x	–	Hieracium Pilosella L.	Langhaariges Habichtskraut
	–	Hippocrepis comosa L.	Hufeisenklee
	–	Koeleria pyramidata (LAM.) P.B.	Kammschmiele
	–	Linum catharticum L.	Purgier-Lein
	–	Medicago lupulina L.	Hopfenklee
	–	Ophrys fuciflora (CRANTZ) MÖNCH (Orch.)	Hummelblume
X	–	Orchis militaris L. (Orch.)	Helm-Orchis
	–	Gymnadenia sp.	Handwurz
	–	Ranunculus nemorosus DC.	Wald-Hahnenfuss
XB	–	Sanguisorba minor SCOP.	Kleiner Wiesenknopf
B	–	Senecio erucifolius L.	Rauken-Kreuzkraut
xb	–	Silene nutans L.	Nickendes Leinkraut
XB	–	Stachys recta L.	Aufrechter Ziest
	–	Verbascum nigrum L.	Dunkles Wollkraut
b	–	Viola hirta L.	Rauhaariges Veilchen

Im Aufwuchs

H	+	Hippophaë Rhamnoides L.	Sanddorn
H	–	Crataegus monogyna JACQ.	Eingriffliger Weissdorn
H	–	Ligustrum vulgare L.	Liguster
H	–	Populus nigra L.	Schwarzpappel

	–	Quercus Robur L.	Stiel-Eiche
H	–	Rhamnus cathartica L.	Gemeiner Kreuzdorn
H	–	Salix purpurea L.	Purpur-Weide

Kontrollfeld D (s. Abb. 28)

Dieses Feld wurde als Übergangsgebiet zwischen den offenen Rasenflächen (C) und der ausgeprägten Sanddorn-Buschzone (E, F) gewählt. Es ist teilweise beschattet, im Sommer aber trotzdem sehr trocken.
Vorkommende Arten:

Baum- und Strauchschicht, D = 70 %

H	2	Hippophaë Rhamnoides L.	Sanddorn
	2	Quercus Robur L.	Stiel-Eiche
H	1	Ligustrum vulgare L.	Liguster
H	1	Lonicera Xylosteum L.	Rote Heckenkirsche
H	+	Crataegus monogyna JACQ.	Eingriffliger Weissdorn
H	–	Prunus spinosa L.	Schlehe, Schwarzdorn
H	–	Rhamnus cathartica L.	Gemeiner Kreuzdorn
H	–	Rubus sp.	Brombeere

Krautschicht, D = 70 %

XB	2	Bromus erectus HUDS.	Aufrechte Trespe
	2	Molinia coerulea (L.) MÖNCH ssp. litoralis	Pfeifengras, Besenried
XB	1	Helianthemum nummularium L.	Gemeines Sonnenröschen
XB	+	Carex verna CHAIX	Frühlings-Segge
XB	+	Euphorbia Cyparissias L.	Zypressen-Wolfsmilch
xb	+	Festuca ovina L.	Schaf-Schwingel
	+	Solidago gigantea AIT.	Spätblühende Goldrute
X	–	Arabis hirsuta (L.) SCOP.	Rauhhaarige Gänsekresse
	–	Aspargus officinalis L.	Gemüse-Spargel
b	–	Carex flacca SCHREB.	Schlaffe Segge
	–	Evonymus europaeus L.	Pfaffenhütchen
b	–	Festuca rubra L.	Rot-Schwingel
	–	Hippocrepis comosa L.	Hufeisenklee
	–	Koeleria pyramidata (LAM.) P.B.	Kammschmiele
	–	Medicago sativa L.	Luzerne
b	–	Poa compressa L.	Plattes Rispengras
XB	–	Potentilla verna L.	Frühlings-Fingerkraut
XB	–	Sanguisorba minor SCOP.	Kleiner Wiesenknopf
B	–	Senecio erucifolius L.	Rauken-Kreuzkraut
XB	–	Stachys recta L.	Aufrechter Ziest
	–	Taraxacum officinale WEB.	Löwenzahn
	–	Vicia sp.	Wicke
b	–	Viola hirta L.	Rauhhaariges Veilchen
	–	Verbascum sp.	Wollkraut

Kontrollfeld E (s. Abb. 29)

Die Strauchschicht besteht fast ausschliesslich aus Sanddorn. Im darunterliegenden Halbtrocken- und Trockenrasen dominieren wie in Feld D die beiden «Zeckengräser» *Bromus erectus* und *Molinia coerulea.* Kontrollfeld E wird bereits im Frühling schon sehr trocken.
Vorkommende Arten:

Baum- und Strauchschicht, D = 60 %

H	3	Hippophaë Rhamnoides L.	Sanddorn
H	+	Crataegus monogyna JACQ.	Eingriffliger Weissdorn
H	+	Ligustrum vulgare L.	Liguster
H	+	Viburnum Lantana L.	Wolliger Schneeball

Abb. 28. Kontrollfeld D: Übergangsgebiet zwischen B und E

Abb. 29. Kontrollfeld E: Sanddornbuschgebiet

Krautschicht, D = 80 %

XB	2	Bromus erectus HUDS.	Aufrechte Trespe
	2	Molinia coerulea (L.) MÖNCH ssp. litoralis	Pfeifengras, Besenried
b	2	Festuca rubra L.	Rot-Schwingel
XB	1	Helianthomum nummularium L.	Gemeines Sonnenröschen
XB	+	Euphorbia Cyparissias L.	Zypressen-Wolfsmilch
	+	Koeleria pyramidata (LAM.) P.B.	Kammschmiele
XB	+	Potentilla verna L.	Frühlings-Fingerkraut
	+	Solidago gigantea L.	Spätblühende Goldrute
	–	Agropyron litorale DUMORT.	Ufer-Quecke
X	–	Arabis hirsuta (L.) SCOP.	Rauhhaarige Gänsekresse
	–	Asparagus officinalis L.	Gemüse-Spargel
b	–	Carex flacca SCHREB.	Schlaffe Segge
	–	Evonymus europaeus L.	Pfaffenhütchen
	–	Hippocrepis comosa L.	Hufeisenklee
b	–	Poa compressa L.	Plattes Rispengras
b	–	Poa pratensis L.	Wiesen-Rispengras
XB	–	Sanguisorba minor SCOP.	Kleiner Wiesenknopf
	–	Satureja Calamintha L.	Bergthymian
b	–	Viola hirta L.	Rauhhaariges Veilchen

Kontrollfeld F (s. Abb. 30)

Kontrollfeld F zeigt eine ähnliche Zusammensetzung wie Feld E, ist aber stark beschattet durch die umgebenden Bäume und auch im Hochsommer feucht. Dies äussert sich vor allem im Überwiegen von *Molinia coerulea* in der Krautschicht und in der stark ausgebildeten Moosschicht. Die feucht-schattigen Verhältnisse haben eine Umwandlung des Halbtrocken- und Trockenrasens in ein etwas einseitiges *Molinietum coeruleae* bewirkt. Tendenzen zu dieser Entwicklung sind ebenfalls im Feld B erkennbar.

Vorkommende Arten:

Baum- und Strauchschicht, D = 70 %

H	3	Hippophaë Rhamnoides L.	Sanddorn
H	–	Cornus sanguinea L.	Roter Hornstrauch
H	–	Crataegus monogyna JACQ.	Eingriffliger Weissdorn
H	–	Ligustrum vulgare L.	Liguster
	–	Quercus Robur L.	Stiel-Eiche
H	–	Rhamnus cathartica L.	Gemeiner Kreuzdorn
H	–	Rosa canina L.	Hunds-Rose
H	–	Rubus sp.	Brombeere

Krautschicht, D = 60 %

	3	Molinia coerulea (L.) MÖNCH ssp. litoralis	Pfeifengras, Besenried
b	1	Festuca rubra L.	Rot-Schwingel
XB	+	Bromus erectus HUDS.	Aufrechte Trespe
XB	+	Helianthomum nummularium L.	Gemeines Sonnenröschen
b	+	Poa pratensis L.	Wiesen-Rispengras
	+	Satureja Calamintha L.	Bergthymian
b	–	Carex flacca SCHREB.	Schlaffe Segge
	–	Evonymus europaeus L.	Pfaffenhütchen
b	–	Galium Mollugo L.	Gemeines Labkraut
XB	–	Koeleria pyramidata (LAM.) P.B.	Kammschmiele
	–	Linum catharticum L.	Purgier-Lein
XB	–	Potentilla verna L.	Frühlings-Fingerkraut
XB	–	Sanguisorba minor SCOP.	Kleiner Wiesenknopf
	–	Stachys recta L.	Aufrechter Ziest
b	–	Viola hirta L.	Rauhhaariges Veilchen

Abb. 30. Kontrollfeld F: Sanddornbuschgebiet z. T. im Schatten

5.4.3. Eigentlicher Lebensraum oder Monotop

Die Kontrollfeldmethode dient der Bestimmung des optimalen Lebensraumes der untersuchten Zecke *D. reticulatus* innerhalb ihres Vorkommensgebietes auf der «Ile du Rhin».

Von verschiedenen Autoren wird für die Bezeichnung des eigentlichen Lebensraumes der aus der anglo-amerikanischen Literatur übernommene Begriff «Habitat» verwendet, im Sinne eines Ortes des regelmässigen Auftretens eines Individuums oder einer Tierart. Zutreffender und klarer scheint mir jedoch der von SCHWERDTFEGER (1963), als autökologisches Analogon zum synökologisch verwendeten Biotop, eingeführte Begriff des Monotops zu sein. Der Monotop ist nicht nur der jeweilige Aufenthaltsort eines Tieres, sondern seine Lebensstätte, d.h. das Vorhandensein der für seine Existenz notwendigen Voraussetzungen. Er umfasst somit, vergleichbar mit dem in der Pflanzenökologie gebräuchlichen Terminus Standort, die Gesamtheit der einwirkenden Umweltfaktoren biotischer und abiotischer Natur.

Zwei der sechs untersuchten Felder, A und C, waren während beider Untersuchungsjahre negativ, d.h. *D. reticulatus* konnte dort nie gefunden werden. Beide Felder sind extrem trocken. Die isolierende Moosschicht fehlt (A: Goldrute, s. Abb. 25) oder ist nur spärlich ausgebildet (C: Halbtrocken- und Trockenrasen, s. Abb. 27).

In den positiven Feldern (B, D, E, F) verläuft das jahreszeitliche Auftreten der Zecken ungefähr parallel zu den bereits beschriebenen Aktivitätskurven (s. Kap. 5.2.2.). Die Kurven zeigen einen starken Frühlings- und einen etwas schwächer ausgebildeten Herbstgipfel (s. Abb. 31).

Signifikante Unterschiede des Zeckenbefalls zwischen den vier positiven Feldern konnten nicht festgestellt werden. Hingegen lässt sich eine deutliche

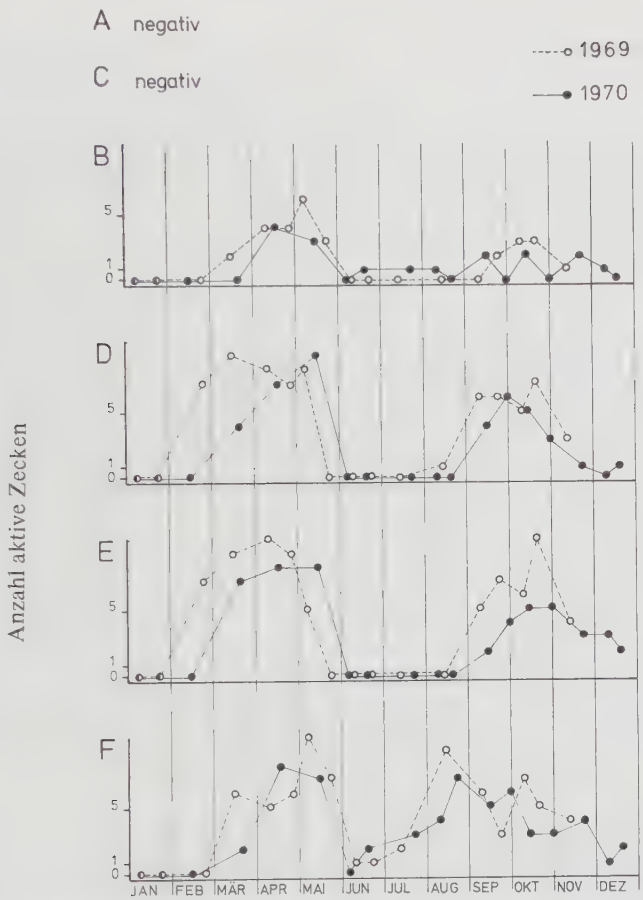

Abb. 31. Saisonale Aktivität der Imagines von *D. reticulatus* in den Kontrollfeldern

Adaption der saisonalen Aktivität der Imagines an die verschiedenen mikroklimatischen Verhältnisse erkennen.

In den beiden baumlosen, stark besonnten Feldern D (s. Abb. 28) und E (s. Abb. 29) beginnt die Frühlingsaktivität früher und erreicht auch ihr Maximum eher als in den im Baumschatten liegenden Feldern B (s. Abb. 26) und F (s. Abb. 30). Andererseits verhalten sich die Zecken in den sonnigen, sommertrockenen Feldern während der Sommermonate inaktiv, während in den schattigen, feuchten Kontrollfeldern ihre Aktivität auch in der wärmsten Zeit nie ganz erlahmt (s. auch Kap. 5.2.3.).

D. reticulatus besetzt also innerhalb eines makroklimatisch günstigen Biotops, im untersuchten Fall das Gebiet der «Ile du Rhin», verschiedene, auf Grund des Mikroklimas und wahrscheinlich auch des Vorkommens adäquater Wirtstiere bevorzugte Orte. Die jahreszeitliche Aktivität innerhalb solcher Monotope kann entsprechend den spezifischen ökologischen Bedingungen variieren.

5.5. Besprechung von Kapitel 5

Wie bereits in einer früheren Arbeit erwähnt (IMMLER et al., 1970), handelt es sich bei den im Gebiet der «Ile du Rhin» vorkommenden Zecken der Art *D. reticulatus* um ein Relikt einer ehemals ausgedehnten Population. Durch das Verschwinden des flussbegleitenden Auenwaldes in dem durch intensive menschliche Einwirkung (Landwirtschaft und Industrie) veränderten Gebiet, ist die Zecke ihres ursprünglichen Lebensraumes beraubt worden. Nach MACICKA, NOSEK und ROSICKY (1956) und ENIGK (1958) ist *D. reticulatus* eine Art der unberührten Wald- und Buschgebiete, speziell des Auenwaldes.

Meine Sammelergebnisse bestätigen die Angaben der genannten Autoren. Die Zecke wurde nur in den relativ ursprünglichen Gebieten der Insel und des deutschen Altrheinufers gefunden. Sie scheint sich also nicht an sekundäre, künstlich geschaffene Biotope adaptieren zu können, wie beispielsweise fakultativ kulturfolgenden Arten *I. ricinus* und *Rhipicephalus sanguineus.*

Der optimale Monotop von *D. reticulatus* liegt in einem schmalen ökologischen Toleranzbereich. Eine Synchronisierung der Aktivität und der Entwicklung in dem sich verändernden Lebensraum ist nicht möglich. Auf Grund der kleinen ökologischen Valenz ist *D. reticulatus* als stenöke Art zu bezeichnen. Die insulare Verbreitung (s. Abb. 10) ist ein typisches Merkmal einer stenöken Tierart. Die Beschränkung des eigentlichen Lebensraumes auf bestimmte, mikroklimatisch günstige Nischen erklärt auch ein scheinbares Paradoxon des Vorkommens von *D. reticulatus* auf der «Ile du Rhin». Es erscheint zunächst widersprüchlich, dass eine relativ grosse Population dieser hygrophilen Zecke in einem eher trockenen Gebiet (Trocken- und Halbtrockenrasen) bestehen kann, dessen Lokalklima (s. Kap. 4.2.) ebenfalls ihre Existenz nicht begünstigt. Die Erklärung wird einerseits durch die Reliktsituation (s. oben) und andererseits durch die erwähnte, mikroklimatisch bedingte Monotop-Spezifität der Zecken gegeben.

Zwei Verhaltensformen lassen die Imagines im natürlichen Lebensraum die für das Erreichen eines Wirtstieres günstigste Warteposition einnehmen. Einerseits finden sich die Zecken, möglicherweise durch einen ausgeprägten Tropismus bedingt (CO_2-Attraktion?), hauptsächlich entlang der stark frequentierten Wildwechsel. Es konnte verschiedentlich beobachtet werden, dass sie dabei sogar aus ihrem eigentlichen Lebensraum hinauswandern. Andererseits erhöht das im Experiment überprüfte, oszillierende Kletterverhalten die Wahrscheinlichkeit, dass die Zecken einen «günstigen», hohen Grashalm *(Molinia coerulea, Bromus erectus)* erreichen. Durch diese stereotype Verhaltensform verbleiben sie nach mehreren Versuchen «automatisch» in einer Höhe, die derjenigen eines zu erwartenden Wirtstieres entspricht. LEES (1969) vermutet, dass Zecken einen Mechanismus für das Registrieren von Kletterhöhen besitzen. Er schreibt: «It appears possible that the ticks possess a mechanism which registers the distance climbed and which initiates a turning movement if this has not already been induced by the tactile perception of a ‹tip›.»

Für andere Zeckenarten wurde ebenfalls eine Kletter- und Wartehöhe beobachtet, welche einem günstigen Wirtstier entsprechen würde. Im norwegischen Verbreitungsgebiet von *I. ricinus* stellte TAMBS-LYCHE (1943) fest, dass sich die verschiedenen Entwicklungsstadien der Zecke in der Vegetationsschicht auch in verschiedenen, der Grösse ihrer Wirte angepassten Schichten aufhalten. WILKINSON (1953) beobachtete im Experiment, dass Larven von *Boophilus*

microplus auf einer 6 «feet» hohen Klettermöglichkeit in einer Höhe von 2–4 «feet» bleiben, d.h. in der optimalen Höhe für das Erreichen ihres Wirtstieres, des Rindes.

Wie vor allem durch die Untersuchungen in den Kontrollfeldern deutlich wird, kann sich die jahreszeitliche Aktivität der Imagines den mikroklimatischen Bedingungen des speziellen Lebensraumes anpassen. Die fakultative Sommerpause darf deshalb nicht als Diapause bezeichnet werden. Sie ist eine, durch die Sommertrockenheit bedingte, temporäre Phase der Inaktivität ohne Einschränkung des Stoffwechsels. YASHKUL (1960) konnte für *D. marginatus* experimentell nachweisen, dass die Sommerpause dieser Zecke nicht einer physiologischen Ruhe entspricht, sondern eine Reaktion auf die Trockenheit im Vorkommensgebiet ist.

Auf Grund der beobachteten Eiablageverzögerungen muss hingegen im Falle der Überwinterung von einer eigentlichen Diapause gesprochen werden. Möglicherweise dürften bei dieser exogen bedingten Erscheinung mehrere auslösende ökologische Faktoren beteiligt sein. Die Untersuchungen von BELOZEROV und KVITKO (1965) zeigen, dass das Ausmass der Eiablageverzögerung durch Photoperiode und Temperatur beeinflusst wird. Für *I. ricinus* (BELOZEROV & MIKHAILOVA, 1966), *D. albipictus* (WRIGHT, 1969) und *D. variabilis* (SMITH & COLE, 1941) sind ebenfalls photoperiodische Einflüsse als induzierende Faktoren für die Diapause nachgewiesen.

Die obligatorische Winterdiapause oder Kältestarre bedeutet für die Entwicklung von *D. reticulatus*, dass die im Herbst geschlüpften Imagines der neuen Generation erst im folgenden Frühjahr für die Blutmahlzeit physiologisch bereit sind. Unter Berücksichtigung der Eiablageverzögerungen der im Laboratorium gezüchteten Weibchen darf angenommen werden, dass eine «Unterkühlung» im Winter nötig ist für den normalen Ablauf des Zyklus. Die Eiablageverzögerungen der Weibchen der Herbstpopulation könnte ebenfalls eine wichtige arterhaltende Funktion ausüben, indem sie die Entwicklung einer Larven-Generation in der ungünstigen Jahreszeit (s. auch Kap. 6.5.) verhindert.

Der Zyklus erlaubt also pro Jahr nur eine neue Imago-Generation. Im Herbst sind somit eine aktive Generation auf der Vegetation und eine passive im Boden vorhanden. Mit der Schlepptuchmethode wird nur die durch die aktiven Individuen bestimmte effektive Populationsdichte ermittelt, nicht aber die absolute.

6. FELDUNTERSUCHUNGEN ÜBER LARVEN UND NYMPHEN VON D. RETICULATUS

6.1. Methoden

In den drei Jahren 1967, 1969 und 1970, in denen ich mit der Schlepptuchmethode im untersuchten Gebiet arbeitete, konnte ich nie Larven und Nymphen von *D. reticulatus* entdecken. Auf Grund ihres endophilen Verhaltens (s. Kap. 2.3.) war es unmöglich, die Präimaginalstadien während ihrer nichtparasitischen Phase im Boden zu finden. Sie wurden deshalb indirekt durch Fangen und Deparasitieren von Wirtstieren erfasst.

Die potentiellen Wirte, Kleinnager und Insektivoren, mussten lebend gefangen werden, da gestorbene Tiere von den meisten Ektoparasiten nach kurzer Zeit verlassen wurden. Ich verwendete Käfigfallen aus Kupferdrahtgittern mit

den Innenmassen 17 × 7 × 5 cm. Als Köder dienten Käse- und Karottenstücke. Das Fallenstellgebiet wurde in einem zeckenreichen Gebiet, aber absichtlich in einiger Entfernung von den übrigen Untersuchungsgebieten gewählt (s. Abb. 18). Eine gegenseitige Beeinflussung durch Wegfangen von Imagines oder Mäusen mit Larven und Nymphen konnte dadurch vermieden werden.

Während des ersten Jahres (1970) wurden die Fallenaktionen zweimal monatlich vom April bis November durchgeführt. Auf Grund der Ergebnisse beschränkte ich die Untersuchungen im zweiten Jahr (1971) auf die günstige Jahreszeit vom Juni bis Anfang September und verkürzte die zeitlichen Abstände auf 10 Tage.

Es wurden jeweils 50 Fallen in Form einer im Gelände markierten Zick-Zack-Linie im Abstand von 5 m angeordnet. Die Fallen wurden am Nachmittag gestellt und am folgenden Morgen kontrolliert und eingesammelt. Die während einer Nacht gefangenen Tiere wurden an Ort und Stelle mit Äther narkotisiert und mittels feiner Pinzette und Bürste auf einer weissen Unterlage deparasitiert. Sie konnten nach der von MEYLAN (1970) beschriebenen Zehenamputationsmethode individuell markiert und wieder ausgesetzt werden.

Tabelle 9

Ergebnisse der Untersuchungen an Nagern und Insektivoren

Datum	Art	Anzahl Tiere total	mit D. reticulatus LL	mit D. reticulatus NN	mit I. ricinus LL	mit I. ricinus NN
1970						
5. 4.	C. glareolus	3	–	–	1 (1)	–
	A. sp.	1	–	–	–	–
20. 4.	C. glareolus	5	–	–	3 (9)	–
	A. sp.	12	–	–	9 (23)	1 (1)
5. 5.	C. glareolus	8	–	–	4 (5)	–
	A. sp.	10	–	–	3 (3)	–
	E. quercinus	1	–	–	1 (5)	1 (2)
20. 5.	C. glareolus	9	–	–	7 (18)	–
	A. sp.	18	–	–	14 (34)	–
6. 6.	C. glareolus	5	–	–	4 (17)	–
	A. sp.	25	–	–	16 (66)	–
19. 6.	C. glareolus	2	–	–	2 (7)	–
	A. sp.	14	–	–	6 (51)	1 (1)
(Im Juli keine Fallenaktionen)						
7. 8.	C. glareolus	6	–	5 (24)	1 (2)	–
	A. sp.	17	1 (1)	–	15 (84)	5 (5)
	E. quercinus	2	–	–	2 (98)	1 (9)
22. 8.	C. glareolus	10	–	5 (8)	5 (5)	–
	A. sp.	21	–	–	18 (82)	–
	S. araneus	2	–	1 (2)	2 (2)	–
4. 9.	C. glareolus	4	–	–	2 (3)	–
	A. sp.	29	–	–	25 (93)	–
20. 9.	C. glareolus	5	–	–	4 (20)	1 (1)
	A. sp.	19	–	–	13 (42)	1 (1)
	S. araneus	1	–	–	1 (5)	1 (2)
3. 10.	C. glareolus	2	–	–	–	–
	A. sp.	11	–	–	10 (28)	–
	S. araneus	1	–	–	1 (13)	–
18. 10.	C. glareolus	8	–	–	6 (18)	1 (1)
	A. sp.	11	–	–	8 (14)	–
18. 11.	C. glareolus	4	–	–	1 (1)	–
	A. sp.	10	–	–	1 (1)	–

1971								
13. 5.	–	–	–	–	–	–	–	
2. 6.	C. glareolus	4	–	–	3	(25)	2	(2)
14. 6.	C. glareolus	2	–	–	2	(3)	–	
22. 6.	C. glareolus	2	2	(9)	–	2	(14)	–
	S. araneus	1	1	(2)	–	1	(13)	–
1. 7.	C. glareolus	4	1	(12)	–	4	(22)	–
	A. sp.	2	1	(1)	–	2	(14)	–
8. 7.	C. glareolus	3	3	(14)	–	1	(1)	–
	A. sp.	3	1	(2)	–	3	(54)	2 (4)
	S. araneus	1	1	(3)	–	1	(4)	–
	C. leucodon	1	–		–	1	(5)	–
19. 7.	C. glareolus	1	1	(1)	1	(1)	1	(3)	1	(1)
	A. sp.	3	1	(1)	–	3	(40)	–
	E. quercinus	2	–		–	2	(38)	1	(6)
26. 7.	C. glareolus	2	2	(2)	2	(3)	2	(9)	–
	A. sp.	4	1	(1)	1	(1)	3	(27)	2	(2)
	E. quercinus	1	–		–	1	(33)	1	(16)
4. 8.	C. glareolus	3	–		3	(6)	3	(9)	–
	A. sp.	11	1	(1)	1	(2)	11	(83)	5	(8)
	E. quercinus	1	–		–	1	(11)	–
12. 8.	C. glareolus	2	–		2	(2)	1	(2)	–
	A. sp.	9	–		1	(1)	8	(112)	4	(8)
	E. quercinus	2	–		–	2	(25)	2	(7)
25. 8.	C. glareolus	6	–		3	(5)	6	(25)	3	(3)
	A. sp.	23	–		–	22	(114)	5	(5)
	E. quercinus	1	–		–	1	(5)	1	(2)
3. 9.	C. glareolus	3	–		–	3	(11)	–	
	A. sp.	9	–		–	7	(34)	–	

NN Nymphen
LL Larven
() eingeklammerte Zahlen geben die totale Anzahl der gefundenen Zecken an

Für die Bestimmung der gefangenen Nager und Insektivoren berücksichtigte ich die von Van Den Brink (1956) angegebenen spezifischen Merkmale. Die Unterscheidung der Jungtiere und Subadulten von *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus* gestaltete sich jedoch oft sehr schwierig. Diese beiden Arten werden deshalb in der Folge zusammengefasst und stets kollektiv als *Apodemus sp.* aufgeführt.

6.2. Saisonales Auftreten der Larven und Nymphen

Aus den Untersuchungen an Kleinnagern und Insektivoren geht hervor, dass Larven und Nymphen von *D. reticulatus* nur während einer relativ kurzen Zeit auf ihren Wirtstieren zu finden sind (s. Tabelle 9). Die Aktivitätsperiode der Präimaginalstadien fällt ungefähr in die Zeit der Sommerruhe der Imagines (s. Kap. 5.2.2.).

Die ersten Larven treten Ende Juni auf den Wirtstieren auf. Der stärkste Befall ist in den ersten zehn Tagen des Monats Juli zu verzeichnen. Danach kommen auf den untersuchten Tieren nur noch vereinzelte Exemplare vor. Die letzte Larve wurde am 17. August gefunden.

Das Auftreten der Nymphen auf den kontrollierten Nagern und Spitzmäusen überschneidet sich zum Teil mit demjenigen der Larven (s. Abb. 32). Einzelne Nymphen sind bereits im Juli zu finden. Grössere Mengen pro Wirtstier kommen in der ersten August-Hälfte vor. Bei solchen grösseren Gruppen auf

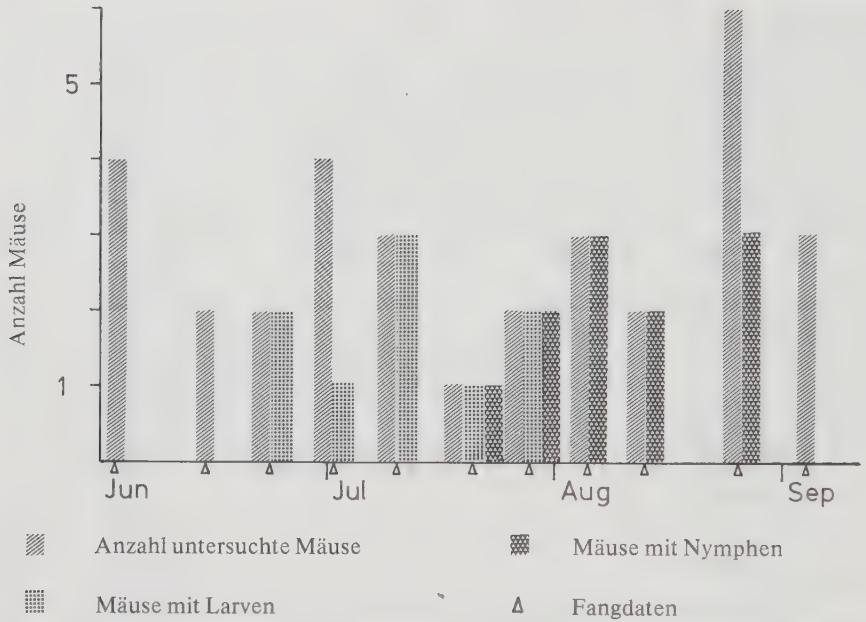

Abb. 32. Saisonaler Befall der Rötelmaus *(Clethrionomys glareolus)* mit Larven und Nymphen von *D. reticulatus*

einem Wirtstier fällt auf, dass sich alle Zecken, nach ihrem Umfang zu urteilen, ungefähr im gleichen Stadium der Blutmahlzeit befinden. Dies würde bedeuten, dass sie das Wirtstier etwa gleichzeitig befallen haben. Nymphen konnten bis Ende August gefunden werden.

Larven und Nymphen von *I. ricinus* konnten während der ganzen Dauer der Untersuchungen von den gefangenen Tieren abgelesen werden. Beide Stadien waren schon im April aktiv, d.h. noch bevor die Imagines auf der Vegetation erschienen.

Die Anzahl der mit jeweils 50 Fallen gefangenen Mäuse und Insektivoren variierte im Verlauf des Jahres sehr stark. Die in Abbildung 32 wiedergegebene Aktivitätskurve von *D. reticulatus* auf *C. glareolus* ist also in Relation zum entsprechenden Fangergebnis zu betrachten. Die grössten zahlenmässigen Unterschiede sind für die Fänge von *Apodemus sp.* festzustellen. Während diese Mäuse im ersten Untersuchungsjahr den grössten Teil der Fänge ausmachen, ist in der zweiten Saison erst vom Monat August an eine grössere Population festgestellt worden. Bis Ende Juni wurden überhaupt keine *Apodemus sp.* gefunden.

Rötelmäuse konnten während des ganzen Jahres regelmässig in kleinen Mengen gefangen werden. Auf Grund der Fangergebnisse kann ein leichtes Ansteigen der Population im August vermutet werden.

Die wenigen Fänge von Spitzmäusen *(S. araneus* und *C. leucodon)* stammen auf den Sommermonaten Juli–September.

6.3. Wirtsspezifität

Im Verlauf der Untersuchungen wurden 274 Wald- und Gelbhalsmäuse *(Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis),* 104 Rötelmäuse *(Clethrionomys glareo-*

lus), 10 Gartenschläfer *(Eliomys quercinus)*, 6 Waldspitzmäuse *(Sorex araneus)*, 1 Gartenspitzmaus *(Crocidura leucodon)*, 2 Maulwürfe *(Talpa europaea;* tot gefunden, keine Zecken) und 4 Zauneidechsen *(Lacerta agilis)* auf Zecken kontrolliert.

I. ricinus konnte auf allen oben angegebenen Wirtstierarten (ausser *T. europaea*) gefunden werden. Der Befallsgrad einzelner Tierarten ist – vor allem für die Larven – sehr hoch. Larven und Nymphen dieser Zeckenart können aber auch Vögel und grössere Säugetiere befallen (AESCHLIMANN et al., 1972). Sie verhalten sich also in Bezug auf Wirtswahl ubiquitär oder, in der Teminologie von MOREL (1969), telotrop.

Zur Ermittlung der Infestation der untersuchten Wirtstiere mit *D. reticulatus* werden nur die während der jeweiligen Aktivitätszeiten der Larven und Nymphen (Ende Juni bis Anfang August bzw. Mitte Juli bis Ende August) gefangenen Tiere berücksichtigt (s. Abb. 33). Im Gegensatz zu *I. ricinus* zeigt *D. reticulatus* eine ausgeprägte Spezifität in der Wirtstierwahl. *E. quercinus* und *L. agilis* werden nicht befallen. Auf den beiden *Apodemus*-Arten ist *D. reticulatus* sehr selten. Bei den wenigen Funden handelt es sich meist um einzelne Zecken (s. Tabelle 9).

Hauptwirt der Larven und Nymphen von *D. reticulatus* im untersuchten Gebiet ist die Rötelmaus *(C. glareolus)*. 27 von 39 in der Aktivitätszeit der Zecken gefangenen Rötelmäusen waren mit Larven und/oder Nymphen befallen *(Apodemus sp.:* 8 von 105) (s. Abb. 33).

Ein Vergleich der Befallszahlen von *D. reticulatus* auf *C. glareolus* und *Apodemus sp.* (Fisher-Test) ergibt einen signifikanten Unterschied, sowohl für

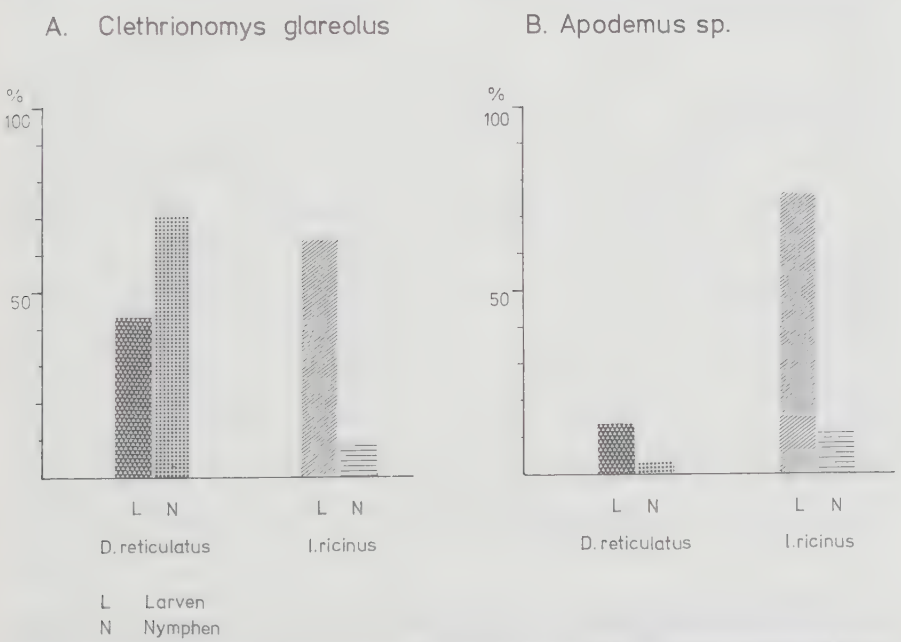

Abb. 33. Befallsgrad von *C. glareolus* und *Apodemus sp.* mit Larven (L) und Nymphen (N) von *D. reticulatus* und *I. ricinus*

die Larven als auch für die Nymphen. Beide präimaginalen Stadien zeigen damit eine deutliche Bevorzugung der Rötelmaus.

Ein weiterer Hauptwirt könnte die Waldspitzmaus *(S. araneus)* sein. Auf 3 der 4, in der günstigsten Zeit gefangenen Tiere wurde *D. reticulatus* gefunden. Das Zahlenmaterial für *S. araneus* ist allerdings zu klein, um einem Signifikanz-Test unterzogen zu werden.

6.4. Prädilektionsstellen

Für die auf den gefangenen Mäusen und Insektivoren gefundenen Zecken wurden stets die Körperstellen notiert, auf denen die Larven und Nymphen fixiert waren. Aus der Zusammenstellung dieser Beobachtungen (s. Tabelle 10) konnten die Prädilektionsstellen der Zecken, d.h. die für die Blutmahlzeit bevorzugten Körperteile des Wirtstieres ermittelt werden.

Larven und Nymphen von *D. reticulatus* saugen sowohl auf ihrem Hauptwirt *C. glareolus* als auch auf den anderen Wirten ausschliesslich an den Ohren, hauptsächlich an den Ohrmuscheln. Vereinzelt finden sich Nymphen auch im Ohrinnern, d.h. im äusseren Gehörgang. Es sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, dass bei der Laboratoriumszucht, selbst bei Verwendung des Kragens, grundsätzlich die gleichen Prädilektionsstellen beobachtet werden können (s. Kap. 3.4.).

Die Präimaginalstadien von *I. ricinus* sind ebenfalls hauptsächlich an den Ohren der Wirtstiere zu finden. Daneben werden aber auch in geringerem Masse die übrige Kopfregion (vor allem Mundpartie), Füsse (zwischen den Zehen) und Schwanz befallen (s. Tabelle 10). Auf Eidechsen sitzen die Larven und Nymphen von *I. ricinus* an Hals und Brust, meist sogar unter den Vorderbeinen (Achsel).

Tabelle 10

Prädilektionsstellen

	C. glareolus				A. sp.				Insektivoren			
	D.r.		I.r.		D.r.		I.r.		D.r.		I.r.	
	LL	NN	LL	NN	LL	NN	LL	NN	LL	NN	LL	NN
Ohrmuschel	38	30	115	3	6	3	707	24	5	1	14	1
Ohrinneres	–	16	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Kinn/Mundwinkel	–	–	10	1	–	–	96	2	–	–	6	1
Augenränder	–	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–
Nase (Schnauze)	–	–	3	–	–	–	12	3	–	–	–	–
Stirn	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
Kehle/Brust	–	–	–	–	–	–	5	6	–	–	5	–
Rücken	–	–	–	–	–	–	2*	–	–	–	–	–
Füsse	–	–	7	–	–	–	22	–	–	–	1	–
Achselhöhle	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
Schwanz	–	–	–	–	–	–	14	–	–	–	3	–

* Wunde D.r. Dermacentor reticulatus LL Larven
I.r. Ixodes ricinus NN Nymphen

6. 5. Besprechung von Kapitel 6

Die Untersuchungen an den Imagines von *D. reticulatus* zeigen, dass diese Zeckenart streng an einen bestimmten Lebensraum gebunden ist (s. Kap. 5). Verschleppungen auf Wirtstieren sind möglich; eine weitere Verbreitung der

Art wird aber durch das Fehlen von adäquanten Biotopen verunmöglicht. Die Stenökie und der normalerweise sehr geringe Aktivitätsradius der Zecken bewirken, dass sie in ihren endemischen Vorkommensgebieten lokalisiert bleiben.

Die Ortstreue der Art beruht aber auch zu einem grossen Teil auf der Endophilie der Präimaginalstadien. Während ihrer kurzen Aktivitätsperiode von Ende Juni bis Ende August können sich Larven und Nymphen nur im Lebensraum ihrer Wirtstiere (Gänge und Bauten), d. h. nur unter speziellen mikroklimatischen Bedingungen entwickeln. In Nylonsäcken ausgesetzte Larven und Nymphen können während der Sommermonate unter exophilen Verhältnissen, in der Kraut- oder Strauchschicht, nur wenige Tage (max. 5) überleben. Möglicherweise ist das spezielle Mikroklima der feuchten Moosschicht auch in diesem Fall, ähnlich wie bei den Imagines, von essentieller Bedeutung.

Ein indirekter Beweis für die Endophilie der Präimaginalstadien von *D. reticulatus* ist die Tatsache, dass sie auf der Vegetation mit dem Schlepptuch nie, auf Mäusen jedoch recht zahlreich gefunden werden können. Auffällig ist vor allem, dass auf einigen Mäusen grössere Mengen von Nymphen im gleichen Stadium der Blutmahlzeit vorkommen. Bei solchen Agglomerationen muss es sich um Zecken handeln, die gleichzeitig auf das Wirtstier gelangt sind, oder anders ausgedrückt, Larven müssen am gleichen Ort abgefallen sein und gehäutet haben. Dies trifft zu, wenn der Lebensraum der Larven und Nymphen stark beschränkt ist, was einem endophilen und nidikolen Verhalten entspricht.

Im untersuchten Gebiet zeigt *D. reticulatus* bei der Wahl der Wirtstiere eine signifikante Bevorzugung der Rötelmaus *(C. glareolus)*. In Zuchtversuchen können Larven und Nymphen aber ohne weiteres auch auf *Apodemus sp.* angesetzt werden. Die beobachtete Wirtsspezifität dürfte deshalb auf Besonderheiten und Koinzidenzen der Ökologie und des Verhaltens von Wirt und Parasit zurückzuführen sein. *C. glareolus* ist ein Bewohner der feuchten Böden und oft in Flussnähe zu finden (englische Bezeichnung: «bank vole»). Daniel (1970) untersuchte die Art in einem überschwemmten Waldgebiet. Die Rötelmaus gehört wahrscheinlich zu den primären Bewohnern des Auenwaldes des Rheins und damit auch zu den ursprünglichen Wirtstieren von *D. reticulatus*. Zudem gilt die Rötelmaus, im Gegensatz zu den *Apodemus*-Arten als ausgesprochen sesshaft. Der von Bergstedt (1966) ermittelte durchschnittliche Wohnraum («home range») beträgt 600 (♀) bis 2000 (♂) m^2. Nach Opuszynski und Trojan (1963) bewegen sich die Mäuse in einem sehr beschränkten Raum und kommen nur mit ihren unmittelbaren Nachbarn in Kontakt. Die Sesshaftigkeit von *C. glareolus* begünstigt das Auftreten von endophilen Parasiten. Innerhalb eines kleinen Gebietes ist für Larven und Nymphen die Wahrscheinlichkeit ein geeignetes Wirtstier zu finden sehr hoch. Mohr (1961) beobachtete beispielsweise an «cottontail rabbits» *(Sylvilagus floridanus* Allen), dass ortstreue Individuen stärker von Imagines der Art *Haemaphysalis leporispalustris* befallen waren als sehr mobile Tiere. Adulte *H. leporispalustris* zeigen ein typisches nidikoles Verhalten (Camin, 1963). Für *D. reticulatus* ist die endophile Lebensweise der Larven und Nymphen besonders «günstig», da beide Stadien die gleichen Tierarten befallen können.

Nach Untersuchungen von Von Wrangel (1939) und Bergstedt (1965) dauert die Reproduktionszeit der Rötelmäuse von März/April bis September, mit einem Maximum im Sommer. Mermod (1969) erwähnt ebenfalls ein regelmässiges Ansteigen der Population von *C. glareolus* im Sommer, mit einem aus-

geprägten Maximum im August, während die Populationen der *Apodemus*-Arten jährlichen Schwankungen unterliegen. Die Zeit grösster Populationsdichte der Rötelmaus fällt somit in die Zeit des Auftretens der Larven und Nymphen von *D. reticulatus*. *C. glareolus* erweist sich auch in dieser Beziehung als «idealer» Wirt. MACICKA, NOSEK und ROSICKY (1956) stellten in dem von ihnen untersuchten Gebiet ebenfalls eine Wirtsspezifität der Präimaginalstadien von *D. pictus (D. reticulatus)* fest. *Microtus arvalis* wurde gegenüber *Apodemus agrarius*, *A. flavicollis*, *C. glareolus* und *S. araneus* eindeutig bevorzugt.

Für einige Zeckenarten wurde beobachtet, dass sie für ihre Blutmahlzeit bestimmte Körperstellen ihrer Wirtstiere bevorzugen. In einer früheren Arbeit (AESCHLIMANN et al., 1968) konnten wir zeigen, dass vier auf Ziegen vorkommende Zeckenarten verschiedene, für die jeweilige Art spezifische Körperteile der Wirtstiere befallen. Für die für Larven und Nymphen ermittelten Prädilektionsstellen von *D. reticulatus* und *I. ricinus* dürfte hingegen die aktive Rolle der Zecken unbedeutend sein. Sie werden hauptsächlich durch das Putzverhalten des Wirtstieres bestimmt. KUCHERUCK, SIDOROVA und ZMAEVA (1955) konnten experimentell nachweisen, dass die Prädilektionsstellen von Zeckenlarven auf Nagern *(Mus musculus* L., *Lagurus lagurus* PALL*)* mit denjenigen Körperpartien identisch sind, an denen die Versuchstiere applizierte Leimtupfen nicht wegputzen konnten. Nach NIKITINA und ARISTOVA (1964) ist die Entwicklung solcher Schutzreaktionen des Verhaltens eine Folge starken Zeckenbefalls. Die Verteilung der Larven und Nymphen auf dem Körper eines Wirtstieres hängt demnach hauptsächlich von den Möglichkeiten der Selbstreinigung der Wirte ab. Allerdings kann beim Ansetzen von Larven und Nymphen auf Laboratoriums-Mäusen beobachtet werden, dass sich Zecken fast ausschliesslich an Kopf und Nacken der Maus fixieren.

ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE

1. Auf Grund von Literaturangaben und Material aus verschiedenen Sammlungen wurde die geographische Verbreitung der Zecke *Dermacentor reticulatus* studiert. Die verschiedenen, insularen Vorkommen dieser Art liegen allgemein in der Zone der kühlen Klimate. Die Südgrenze der europäischen Verbreitung bildet die 20°C-Juli-Isotherme, diejenige der russisch-ostasiatischen Verbreitung die 0°C-Januar-Isotherme. Das untersuchte Material zeigte eine starke morphologische Uniformität.

2. Das endemische Vorkommen der Zecke im untersuchten Gebiet der «Ile du Rhin» (Dept. Haut-Rhin, Frankreich) ist ein Relikt eines ehemals ausgedehnteren Verbreitungsgebietes. Die Zeckenpopulation konnte sich trotz der Veränderungen des ursprünglichen Biotopes – Verschwinden des Auenwaldes durch Flusskorrektion – halten.

3. Die hygrophile Zecke kann sich in scheinbar ungeeigneten Biotopen halten, indem sie mikroklimatisch günstige Orte (Monotope) besetzt. Dadurch erklärt sich auch das vermeintliche Paradoxon des Vorkommens dieser «Auenzecke» in der stellenweise sehr trockenen Gegend der «Ile du Rhin». Besondere Bedeutung kommt dabei den bodennahen Vegetationsschichten zu.

4. Die Imagines sind vorwiegend auf hochhalmigen Grasarten zu finden. Diese Wartepflanzenspezifität kann durch ein stereotypes, im Laboratorium überprüftes, Kletterverhalten der adulten Zecken erklärt werden.

5. Die Jahresaktivität der Imagines zeigt ein Frühlings- und ein etwas schwächeres Herbstmaximum. Die Winterruhe stellt eine obligatorische, für den Zyklus notwendige Diapause dar, während die Sommeraktivität fakultativ ist und sich in ihrem Ausmass den jeweiligen mikroklimatischen Verhältnissen anpassen kann. Larven und Nymphen treten nur in den Sommermonaten auf, d.h. während der Inaktivitätsphase der adulten Zecken.

6. In Zuchtversuchen wurde die Entwicklung der Zecke untersucht. Hungrige Imagines können, im Gegensatz zu den sehr kurzlebigen Larven und Nymphen, sehr lange gehalten werden. Die, entsprechend der saisonalen Aktivität, unterschiedliche physiologische Verfassung der adulten

Zecken äussert sich bei den vollgesogenen Weibchen in einer verschieden stark verzögerten Eiablage. Die Bedeutung der Laboratoriumsbeobachtungen innerhalb des natürlichen, einjährigen Zyklus wird diskutiert.

7. Vollgesogene Larven und Nymphen sezernieren während der Häutungsphase am ventralen Körperrand eine klebrige, viskose Flüssigkeit. Diese Sekretion ermöglicht es den Zecken, sich während der Häutung auf ihrer Unterlage zu fixieren.

8. Die biologischen Besonderheiten der untersuchten Zeckenart, Endo-exophilie und Ditropismus, konnten bestätigt werden. Die Wirtsspezifität der Präimaginalstadien im untersuchten Gebiet geht sogar so weit, dass, bedingt durch öko-biologische Umstände, eine einzige Tierart, die Rötelmaus *(Clethrionomys glareolus)* bevorzugt wird.

9. Aus den Untersuchungen über die Biologie und Ökologie der Zecke *Dermacentor reticulatus* geht hervor, dass sie primär eine Art der natürlichen, unberührten Biotope ist und Wildtiere befällt. Durch das sekundäre Eintreten von Mensch oder Haustier in den Zyklus kann der Zecke, als potentiellem Vektor verschiedener Krankheitskeime, eine epidemiologisch wichtige Bedeutung zukommen.

RESUME DES RESULTATS

1. Sur la base des données de la littérature et sur l'étude de matériel en provenance de différentes collections, il fut possible de préciser la distribution géographique de *Dermacentor reticulatus* dans le monde. Cette espèce est caractérisée par son apparition insulaire dans une zone à climats froids. En Europe, la limite sud se situe à la hauteur de l'isotherme de Juillet à 20°C; en Russie et en Asie, la limite coincide avec l'isotherme de Janvier à 0°C. Le matériel étudié montrait une remarquable uniformité morphologique.

2. La présence endémique de l'espèce dans la région étudiée, soit l'Ile du Rhin (Dept. de Haut-Rhin, France), représente la reliquat d'une distribution antérieure plus étendue. La population de tiques a pu se maintenir dans cette région malgré les modifications subies par le biotope primitif: disparition des galeries forestières par suite de la correction du cours du fleuve.

3. La tique hygrophile se maintient dans un biotope devenu défavorable en se choisissant des refuges aux conditions microclimatiques favorables (monotopes). Ainsi s'explique la présence paradoxal de cette espèce des galeries forestières («Auenzecke») dans une région parfois très sèche, comme celle de l'Ile du Rhin. Les couches basses de la végétation jouent un rôle des plus important comme abris possibles pour les stades évolutifs.

4. Les adultes se trouvent principalement sur les hautes herbes. La «mise en place» de cette position d'attente est précédée d'un comportement stéréotype de grimper sur les herbes, qui fut étudié au laboratoire.

5. L'activité annuelle des adultes montre un maximum printanier et un maximum automnale, celui-ci étant toutefois plus faible. Le repos hivernal est obligatoire et représente une diapause dans le cycle, alors que l'inactivité observée en été peut être facultative et dépendre des conditions microclimatiques. Les larves et les nymphes se développent pendant les mois d'été alors que les adultes sont inactifs.

6. Le cycle de la tique fut étudié au laboratoire. Les adultes à jeun peuvent survivre longtemps, au contraire des larves et des nymphes qui ont une durée de vie plus courte. Les tiques adultes présentent des états physiologiques différents qui varient selon la saison. Cela s'exprime chez les femelles gorgées par des retards dans les pontes. La signification des observations de laboratoire, comparées au cycles naturel d'une année, est discuté.

7. Les larves et les nymphes gorgées sécrètent pendant la mue, sur la face ventrale, un liquide visqueux et collant. Cette sécrétion permet aux tiques de se fixer sur un substrat adéquat.

8. L'auteur confirme que l'espèce étudiée apartient à la catégorie des tiques endo-exophiles et ditropes. La spécificité parasitaire des stades immatures est étroite: dans la région étudiée, le campagnol roux *(Clethrionomys glareolus)* est l'hôte choisi.

9. Il ressort des observations faites sur la biologie et l'écologie de *Dermacentor reticulatus*, que cette espèce est un habitant primaire des régions inviolées et qu'elle parasite les animaux sauvages. L'intrusion secondaire de l'homme et des animaux domestiques dans le cycle de la tique lui donne un rôle épidémiologique certain comme vecteur potentiel de divers agents pathogènes.

SUMMARY OF RESULTS

1. Based on literature data and specimens from various collections, the geographical distribution of the tick *Dermacentor reticulatus* has been studied. The species occurs in several isolated places, situated in the cool climatic zone. The southern limitation of the European distribution is the July-Isotherme of 20°C; in Russia and East Asia, the limitation coincides with the January-Iso-

therme of 0°C. The specimens which have been studied, showed a remarkably uniform morphology.

2. The endemic presence of the species in the study area «Ile du Rhin» (Dept. Haut-Rhin, France) ist the relict of a formerly much larger distribution. The population of ticks could survive despite the change in the original habitat, i.e. the disappearance of galery forests caused by the correction of the course of the river.

3. The hygrophilic tick can survive in the apparently nonfavourable habitat by keeping to microclimatically favourable places (monotopes). This behaviour can explain the apparently paradoxical presence of this tick, being a species of the humid galery forests («Auenzecke») in the partly very dry region of the «Ile du Rhin». The lowest stratum of the vegetation is of primary importance for the existence of the species.

4. Adult ticks are mainly found on tall grass species. The reason for this specificity in choosing a waiting place is a stereotyped pattern in the climbing behaviour of the adult ticks. This aspect has been studied also in the laboratory.

5. The seasonal activity of the adults shows a peak in spring and another one in autumn, the latter being relatively lower. There is an obligatory hibernation, as a necessary diapause for the life cycle of the species, and a facultative summer-inactivity, its extent depending on the respective microclimatical conditions. The larval and nymphal stages develop during the summer months, i.e. during the phase of inactivity of the adults.

6. Laboratory studies on the life-cycle of the tick have been carried out. Larvae and nymphae have only a very short life-span, while adult ticks can survive under laboratory conditions for a long time. The physiological status of female ticks, varying with the seasons, can be detected by a delay in oviposition. The importance of the laboratory findings for the natural, one-year life-cycle of the species is discussed.

7. Blood fed larvae and nymphae secrete a viscous fluid on their ventral side during the immobile moulting phase. This secretion enables the tick to attach to an appropriate surface.

8. The biological characteristics, the shift from endophilic to exophilic stages and the ditropism, have been confirmed by the present studies. The host specificity of the immature stages in the study-area, due to ecological and biological circumstances, is restricted to even a single rodent-species, the bank vole *(Clethrionomys glareolus)*.

9. The present investigations on the biology and the ecology of the tick *Dermacentor reticulatus* have shown, that this species is primarily attached to natural, untouched habitats as a parasite of wild animals. With the secondary intrusion of man and domestic animals in its life-cycle, the tick, being a potential vector of several pathogenic agents, may achieve an important epidemiological role.

LITERATURVERZEICHNIS

Aeschlimann, A. 1967. Biologie et écologie des tiques (Ixodoidea) de Côte d'Ivoire. – Acta trop. 24, 281–405.

Aeschlimann, A. 1968. Les tiques et les maladies qu'elles transmettent.– Actes Soc. jurassienne Emulation 71, 323–334.

Aeschlimann, A., Buettiker, W., Diehl, P. A., Eichenberger, G., Immler, R. & Weiss, N. 1972. Les tiques (Ixodoidea) des animaux sauvages de Suisse. (Manuskript in Vorbereitung).

Aeschlimann, A., Buettiker, W. & Eichenberger, G., 1969. Les tiques (Ixodoidea) sont-elles des vecteurs de maladie en Suisse? – Mitt. schweiz. ent. Ges. 42, 317–320.

Aeschlimann, A., Diehl, P. A., Eichenberger, G., Immler, R. & Weiss, N. 1968. Les tiques (Ixodoidea) des animaux domestiques au Tessin. – Rev. suisse Zool. 75, 1039–1050.

Aliphanov, V. I. 1963. Differential characteristics of the larvae and nymphs of Dermacentor pictus Herm. and D. marginatus Sulz. – Zool. Zh. 42, 133–134.

Arthur, D. R. 1960. Ticks. A monograph of the Ixodoidea. Part V. – Cambridge: University Press, 251 pp.

Arthur, D. R. 1962. Ticks and disease. – Oxford: Pergamon Press.

Arthur, D. R., 1963. British ticks. – London: Butterworths.

Babos, S. 1964. Die Zeckenfauna Mitteleuropas. – Budapest: Akademiai Kiado.

Belitzer, A. V. 1927. Die Biologie der Zecke Dermacentor reticulatus in Verbindung mit ihrer Rolle als Überträger der Pferdepiroplasmose. – Russ. Zh. trop. Med. 5, 50–55.

Belitzer, A., Bogoroditzkij, A. & Augustov, J. 1931. Über den Parasitismus der Larven der Zecke Dermacentor reticulatus bei grossen Tieren und die Rolle dieser Zecke bei der Übertragung der Piroplasmose der Pferde. – Jber. Vet.-Med. 50, 1246.

Belozerov, V. N. & Lamanova, A. I. 1967. Development of winter diapause and response to the length of day in Dermacentor marginatus ticks in central Kazakhstan. – Med. Parazit. (Mosk.) 36, 464–469.

BELOZEROV, V. N. & KVITKO, N. V. 1965. Main features of photoperiodic reaction in Dermacentor marginatus Sulz. ticks. – Zool. Zh. 44, 363–372.

BELOZEROV, V. N. & MIKHAILOVA, Z. A. 1966. Larval diapauses in the tick Ixodes ricinus L. and its relationship to external conditions. 2. Interrelationships between the conditions of maintenance of the ticks before and after their feeding in the regulation of the diapause of engorged larvae. – Zool. Zh. 45, 543–559.

BERGSTEDT, B. 1965. Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species Clethrionomys glareolus (Schreber). Apodemus flavicollis (Melchior) and Apodemus sylvaticus (Linné) in Southern Sweden. – Oikos 16, 132–160.

BERGSTEDT, B. 1966. Home ranges and movements of the rodent species Clethrionomys glareolus (Schreber), Apodemus flavicollis (Melchior) and Apodemus sylvaticus (Linné) in Southern Sweden. – Oikos 17, 150–157.

BOUCKOVA, I. & DYK, V. 1968. Bewertung verschiedener Nachweismethoden für Ixodes ricinus. – Angew. Parasit. 9, 8–14.

BURGDORFER, W. 1969. Ecology of tick vectors of American spotted fever. – Bull. Wld. Hlth. Org. 40, 375–381.

CAMIN, J. H. 1963. Relations between host-finding behaviour and life histories in ectoparasitic acarina. – Advanc. Acarol. 1, 411–424.

CERNY, V. 1957a. Die Saisondynamik der Zecke Ixodes ricinus auf den von Zecken befallenen Waldflächen. – Ceskosl. Parasit. 4, 57–84.

CERNY, V. 1957b. Morphologische Unterschiede der Larven und Nymphen der mitteleuropäischen Mitglieder der Gattung Dermacentor Koch. – Zool. Listy, Folia zool. 6, 23–28.

CLARK, G. M., CLIFFORD, C. M., FADNESS, L. V. & JONES, E. K. 1970. Contributions to the ecology of Colorado tick fever virus. – J. med. Ent. 7, 189–197.

DANIEL, M. 1970. Effects of the microclimate on nest parasites of the bank vole, Clethrionomys glareolus, in summer season. – Acta Sci. nat. (Brno) 4 (2), 1–48.

DAVYDOVA, M. S. 1957. Die Erwartenspose bei der Zecke Dermacentor marginatus Sulz. unter natürlichen Verhältnissen. – Med. Parazit. (Mosk.) 26, Suppl. ad No 1, 50.

DROZDZ, J. 1963. Incidence of ticks of the Dermacentor species in Poland. – Wiad. Parazyt. 9, 57–60.

DU TOIT, P. J. 1919. Experimentelle Studien über die Pferdepiroplasmose. 3. Mitteilung. Übertragungsversuche mit Zecken bei der Piroplasma-Caballi-Infektion. – Arch. Schiffs- und Tropenhyg. 23, 362.

DUTKIEWICZ, J. & SIUDA, K. 1969. Nowe ognisko kleszczy Dermacentor pictus Herm. w poludniowej Lubelszczyznie. – Med. weteryn. 25, 44–47.

EDWARDS, E. E. & ARTHUR, D. R. 1947. The seasonal activity of the tick, Ixodes ricinus L., in Wales. Parasitology 38, 72–85.

EICHLER, W. 1959. Die Zeckengattungen Dermacentor und Hyalomma auf dem Gebiete der Deutschen Demokratischen Republik. – Dtsch. Gesundh.-Wes. 14, 1172.

ENIGK, K. 1944. Weitere Untersuchungen zur Überträgerfrage der Pferdepiroplasmose. – Arch. wiss. prakt. Tierheilk. 79, 58–80.

ENIGK, K. 1943. Die Überträger der Pferdepiroplasmose. Ihre Verbreitung und Biologie. – Arch. wiss. prakt. Tierheilk. 78, 209–240.

ENIGK, K. 1947. Zur Kenntnis der Zeckenfauna von Süd- und Osteuropa. – Mh. Vet.-Med. 2, 75–81.

ENIGK, K. 1953. Zur Biologie der Zecken. – Sonderabdruck, Deutscher Entomologentag in Hamburg 30. Juli – 3. August.

ENIGK, K. 1958. Zum Vorkommen der Zecke Dermacentor pictus in Deutschland. Z. Parasitenk. 18, 419–422.

ENIGK, K. & GRITTNER, I. 1954. Zur Zucht und Biologie der Zecken. Z. Parasitenk. 16, 56–83.

EVANS, G. O. 1951. The distribution and economic importance of Ixodes ricinus (L.) in Wales and the Welsh border counties with special references to North-West Cardiganshire. – Bull. ent. Res. 41, 469–485.

FABRICIUS, J. C. 1794. Entomologia systematica emendata et aucta, tom. 4, p. 428.

GARCIA, R. 1962. Carbon dioxide as an attractant for certain ticks (Acarina: Argasidae and Ixodidae). – Ann. ent. Soc. Amer. 55, 605.

GARCIA, R. 1969. Reaction of the winter tick Dermacentor albipictus (Packard) to CO_2. J. med. Ent. 6, 286.

GIROUD, P., CAPPONI, M., DUMAS, N., COLAS-BELCOUR, J. & MASSON, 1962. Mise en évidence d'une façon presque constante sur des tiques de l'Est de la France de l'antigène du groupe boutonneux pourpré et isolement de souches. – C. R. Acad. Sci. (Paris) 255, 611.

GIROUD, P., CAPPONI, M., DUMAS, N. & RAGEAU, J. 1965. Résultats concernant Dermacentor marginatus et reticulatus prélevés dans différentes régions de France et leur contamination avec des rickettsies ou des éléments proches. – C. R. Acad. Sci. (Paris) 260, 5419–5421.

GOLDSMID, J. M. 1967. Observations on the behaviour of the blue tick, Boophilus decoloratus (Koch) (Acarina: Ixodidae). – J. ent. Soc. Southern Afr. 29, 74–89.

GRANDJEAN, O., AESCHLIMANN, A. & DIEHL, P. A. 1972. Influence de copulation naturelle et artificielle sur la nutrition, la digestion, la vitellogénèse et la ponte chez les tiques (Ixodoidea). – (Manuskript in Vorbereitung).

GROKHOVSKAYA, I. M., IGNATOVICH, V. F. & SIDOROV, V. E. 1966. Susceptibility of ticks of the superfamily Ixodoidea to Rickettsia prowazeki. – Med. Parazit. (Mosk.) 35, 299–304.

GROKHOVSKAYA, I. M., SIDOROV, V. E., KRYUCHECHNIKOV, V. N. & IGNATOVICH, V. F. 1968. Comparison of interrelationship between bloodsucking arthropods and Rickettsia prowazeki. – Abstr. Rev. 8. int. Congr. trop. Med. Malar. (Teheran), 866–867.

HARLEY, K. L. S. 1966. Studies on the survival of the non-parasitic stages of the cattle-tick Boophilus microplus in three climatically dissimilar districts of North-Queensland. – Aust. J. agr. Res. 17, 387–410.

HERMANN, J. F. 1804. Mémoire aptérologique, an. 12. – Strasbourg.

IMMLER, R., AESCHLIMANN, A., BÜTTIKER, W., DIEHL, P. A., EICHENBERGER, G. & WEISS, N. 1970. Über das Vorkommen von Dermacentor-Zecken (Ixodoidea) in der Schweiz. – Mitt. schweiz. ent. Ges. 43, 99–110.

ITAGAKI, S., NODA, R. & YAMAGUCHI, T. 1944. Studies on the ticks of the domestic animals in the far east. – Japan Society for the Promotion of Science.

KATIN, A. A. 1966. Role of Dermacentor pictus as the vector of the tick-borne Encephalitis virus. Tezisy Dokl. I. Akarol. Soveshch., 107–108.

KOCH, C. L. 1844. Systematische Übersicht über die Ordnung der Zecken. – Arch. Naturgesch. 10, 217–239.

KOHLS, G. M. 1937. Tick rearing methods with special reference to the Rocky Mountain wood tick, Dermacentor andersoni Stiles. – Culture methods for invertebrate animals, New York: Comstock Publ. Co., 246–256.

KNUTH, P., BEHN, P. & SCHULZE, P. 1918. Untersuchungen über die Piroplasmose der Pferde im Jahre 1917. – Z. Veterinärk. 30, 241–264.

KRZEMINSKI, J. K. 1968. Contribution to the knowledge of external parasites of Alces alces (L.) in Poland. – Wiad. parazyt. 14, 83–85.

KUCHERUCK, V. V., SIDOROVA, G. A. & ZMAEVA, Z. M. 1955. On the self protection of small rodents against tick (Ixodidae) larvae. – Zool. Zh. 34, 948–950. (Hoogstraal Transl. T. 10.)

LAMANOVA, A. I. 1962. Delayed oviposition in ticks Dermacentor marginatus. – Med. Parazit (Mosk.) 31, 407–412.

LAMONTELLERIE, M. 1965. Les tiques du Sud-Ouest de la France. – Ann. Parasit. hum. comp. 40, 87–100.

LATREILLE, P. A. 1804. Histoire des tiques. – In: Buffon, Histoire naturelle vol. 86, Insectes tome 8, 46–55, Paris.

LEES, A. D. 1948. The sensory physiology of the sheep tick, Ixodes ricinus L. – J. exp. Biol. 25, 145–207.

LEES, A. D. 1964. Physiology, behaviour and genetics of acari: The effect of aging and locomotor activity on the water transport mechanism of ticks. – Acarologia 6, 315–323.

LEES, A. D. 1969. The behaviour and physiology of ticks. – 2nd int. Congr. Acarol., Acarologia 11, 397–406.

LEES, A. D. & MILNE, A. 1951. The seasonal and diurnal activities of individual sheep ticks (Ixodes ricinus L.). – Parasitology 41, 189–208.

LOEW, J. 1964. Über den Einfluss der Photoperiode auf die Metamorphose von Ixodes ricinus. Angew. Parasit. 5, 3–13.

MACICKA, O., NOSEK, J. & ROSICKY, B. 1956. Bemerkungen zur Bionomie, Entwicklung und wirtschaftlichen Bedeutung der Auzecke (Dermacentor pictus Herm.) in Mitteleuropa. – Biol. Prace 2, H. 12.

MACICKA, O., ROSICKY, B. & CERNY, V. 1955. Bemerkungen zur Bionomie und Entwicklung sowie zur sanitären und wirtschaftlichen Bedeutung der Zecke Dermacentor marginatus Sulz. in Mitteleuropa. – Prace 2. Sekcie, Slov. Akad. Vied., Ser. Biol. 1, 1–44.

MACLEOD, J. 1932. The bionomics of Ixodes ricinus L. the «sheep tick» of Scotland. – Parasitology 24, 382–399.

MACLEOD, J. 1934. Ixodes ricinus in relation to its physical environment. I. The influence of climate on development. – Parasitology 26, 282–305.

MACLEOD, J. 1935a. Ixodes ricinus in relation to its physical environment. II. The factors governing survival and activity. – Parasitology 27, 123–144.

MACLEOD, J. 1935b. Ixodes ricinus in relation to its physical environment. III. Climate and reproduction. – Parasitology 27, 489–500.

MACLEOD, J. 1936. Ixodes ricinus in relation to its physical environment. IV. An analysis of the ecological complexes controlling distribution and activities. – Parasitology 28, 295–319.
MARZINOWSKI, E. J. & BIELITZER, A. W. 1909. Piroplasmose des Pferdes in Russland und die Rolle der Zecke Dermacentor reticulatus bei ihrer Verbreitung. – Z. Hyg. Infekt.-Kr. 63, 17–33.
MERMOD, C. 1969. Ecologie et dynamique des populations de trois rongeurs sylvicoles. – Mammalia 33, 1–57.
METIANU, T. 1951. Contribution à l'étude des ixodidés de Roumanie. – Ann. Parasit. 26, 446–463.
MEYLAN, A. 1970. Code de numérotation des petits mammifères par amputation des orteils. – Bull. techn. No 4, Station fédérale de recherches agronomiques, Nyon.
MILNE, A. 1944. The ecology of the sheep tick, Ixodes ricinus L. Distribution of the tick in relation to geology soil and vegetation in Northern England. – Parasitology 35, 186–196.
MILNE, A. 1945a. The ecology of the sheep tick, Ixodes ricinus L. The seasonal activity in Britain with particular reference to Northern England. – Parasitology 36, 142–152.
MILNE, A. 1945b. The ecology of the sheep tick, Ixodes ricinus L. Host availability and seasonal activity. – Parasitology 36, 153–157.
MILNE, A. 1947a. The ecology of the sheep tick, Ixodes ricinus L. Some further aspects to activity, seasonal and diurnal. – Parasitology 38, 27–33.
MILNE, A. 1947b. The ecology of the sheep tick, Ixodes ricinus L. The infestations of hill sheep. – Parasitology 38, 34–50.
MILNE, A. 1949. The ecology of the sheep tick, Ixodes ricinus L. Host relationships of the tick. Part 2. Observations on hill and moorland grazings in Northern England. – Parasitology 39, 173–197.
MILNE, A. 1950a. The ecology of the sheep tick, Ixodes ricinus L. Microhabitat economy of the adult tick. – Parasitology 40, 15–34.
MILNE, A. 1950b. The ecology of the sheep tick, Ixodes ricinus L. Spatial distribution. – Parasitology 40, 35–45.
MOHR, C. O. 1961. Relation of ectoparasite load to host size an standard range. – J. Parasit. 47, 978–984.
MOOR, M. 1962. Einführung in die Vegetationskunde der Umgebung Basels. – Lehrmittelverlag des Kantons Basel-Stadt, 464 pp.
MOREL, P. C. o. J. Les tiques d'Afrique et du Bassin Méditerranéen (Ixodoidea). – (Unpubl. vervielfältigtes Manuskript).
MOREL, P. C. 1969. Contribution à la connaissance de la distribution des tiques (Acariens, Ixodidae et Ablyommidae) en Afrique éthiopienne continentale. – Maisons-Alfort: Institut d'élevage et de medecine vétérinaire des pays tropicaux, 388 pp.
NAKAMURA, T. & YAJIMA, A. 1942. On the larval stages of four species of ticks of the family Ixodidae. – Rep. Gov. exp. Stn Anim. Hyg. (Tokyo) 19, 34–39. (Hoogstraal Transl. T. 308).
NEGROBOV, V. P. & BORODIN, V. S. 1964. Einige seltene Zeckenfunde im mittleren Teil der DDR. – Angew. Parasit. 5, 107–111.
NEGROBOV, V. P., ZJUZIN, V. S., BORODIN, V. S. & ALEKSEENKO, N. D. 1965. Zur Ökologie von Ixodes ricinus in den Herdgebieten von Neurovirusinfektionen des Menschen auf dem Territorium der DDR. – Angew. Parasit. 6, 34–44.
NIKITINA, N. A. & ARISTOVA, V. A. 1964. Protective reactions against ticks in rodents. – Med. Parazit. (Mosk.) 33, 141–144. (Hoogstraal Transl. T. 247).
NOSEK, J. & KOZUCH, O. 1969. The use of carbon dioxide for collecting of ticks. – Zbl. Bakt., I. Abt. Orig. 211, 400–402.
NUTTALL, G. H. 1919. Observations of the biology of Ixodidae. – Parasitology 11, 398–404.
OLENEV, N. O. 1927. On the geographical distribution in the palaearctic region of the ticks Dermacentor reticulatus Fabr. and D. niveus Neum. – Parasitology 19, 451–454.
OLENEV, N. O. 1931. Parasitic ticks, Ixodoidea of the fauna of the U.S.S.R. – Zool. Muz. Akad. Nauk. 4, 3–125.
OLSUFJEV, N. G. 1941. On the technique of rearing ixodid ticks. – Med. Parazit (Mosk.) 10, 436–439.
OLSUFJEV, N. G. 1947a. The landscape types of Tularemia endemic occurence in the middle zone of RSFSR. – Zool. Zh. 26, 255–262.
OLSUFJEV, N. G. 1947b. Note on the animal hosts of the young stages of the tick Dermacentor pictus Herm. in Western Siberia. – Zool. Zh. 26, 291–292.
OPUSZYNSKI, K. & TROJAN, P. 1963. Distribution of burrows and elements of the population structure of small forest rodents. Ekol. Polska Ser. A 11, 340–352.
PAVLOV, P. 1947. Les tiques en Bulgarie et leurs hôtes vecteurs. – Bull. Soc. Path. exot. 40, 95–98.
PAVLOVSKY, E. N. 1939. On the natural foci of infectious and parasitic diseases. – Vestn. Akad. Nauk S.S.S.R. 10, 98–108.
PAVLOVSKY, E. N. 1963. Natural foci of human infections. – Jerusalem: Israel program for scientific translations.

POMERANTSEV, B. I. 1950. Ixodid ticks (Ixodidae). Fauna S.S.S.R., Paukoobraznye, N. S. – English translation by Elbl, A., ed. by Anastos, G., Washington D.C.: The American Institute of Biological Sciences, 199 pp.
REGENDANZ, P. & REICHENOW, E. 1933. Die Entwicklung von Babesia canis in Dermacentor reticulatus. – Arch. Protistenk. 79, 50–71.
REZNIK, P. A. 1956. Morphology of the tick larvae of the genus Dermacentor Koch. – Zool. Zh. 35, 1152–1162.
REZNIK, P. A. 1959. On the study of immature stages of the Ixodid-ticks. Part IV. Morphology of the nymphs of the tick genus Dermacentor Koch. – Zool. Zh. 38, 1797–1805.
ROMAN, E. & SICART, M. 1957. Les Dermacentor de France (Acariens, Ixodidés). – Bull. Soc. Hist. nat. 92, 161–170.
SCHULZE, P. 1925a. Beiträge zur Kenntnis der Zecken Europas. – Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde (Berlin) No 1–10, 109–136.
SCHULZE, P. 1925b. Endemisches Vorkommen einer mediterranen Zecke (Dermacentor reticulatus) in Deutschland. – Z. Morph. Ökol. Tiere 3, 704–705.
SCHULZE, P. 1929. Die heutige Verbreitung einzelner Tierarten im Lichte der erdgeschichtlichen Vergangenheit. – Z. Morph. Ökol. Tiere 15, 735–754.
SCHULZE, P. 1933. Die Arten der Zeckengattung Dermacentor aus Europa, Asien und Neu-Guinea. – Z. Parasitenk. 6, 416–431.
SCHULZE, P. & SCHRÖDER, E. 1949. Zur Sinnesphysiologie der Lederzecken (Argasidae). – Biol. Zbl. 68, 321–333.
SCHWERDTFEGER, F. 1963. Ökologie der Tiere. Bd 1 Autökologie. – Hamburg & Berlin: Paul Parey, 461 pp.
SENEVET, G. 1937. Ixodoidés. – Dans: Faune de France, Paris: Lechevalier, 100 pp.
SINGER, G. 1967. A comparison between different mounting techniques commonly employed in acarology. – Acarologia 9, 475–484.
SMITH, C. N. & COLE, M. M. 1941. Effect of length of day on the activity and hibernation of the American dog tick, Dermacentor variabilis (Say). – Ann. ent. Soc. Amer. 34, 426–431.
SONENSHINE, D. E., ATWOOD, E. L. & LAMB, J. T. 1966. The ecology of ticks transmitting Rocky Mountain spotted fever in a study area in Virginia. – Ann. ent. Soc. Amer. 59, 1234–1262.
STILES, C. W. 1910. The taxonomic value of the microscopic structure of the stigmal plates in the tick genus Dermacentor. – Hyg. Lab. Bull. No 62.
SULZER, J. H. 1776. Abgekürzte Geschichte der Insecten nach dem Linnaeischen System. – Winterthur: Steiner.
TAMBS-LYCHE, H. 1943. Ixodes ricinus og piroplasmosen i Norge. – Norsk Vet-Tidsskr. 55, 9–12.
THOMPSON, G. B. 1967. The parasites of British birds and mammals. XLIII. The records of Dermacentor reticulatus (Fabr. 1794). – Ent. mth. Mag. 103, 111–114.
THOMPSON, G. B. & ARTHUR, D. R. 1955. Records of ticks collected from birds in the British Isles, III. – Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 12, 8, 17–60.
TOTZE, R. 1933. Beiträge zur Sinnesphysiologie der Zecken. – Z. vergl. Physiol. 19, 111–161.
VAN DEN BRINK, F. H. 1956. Säugetiere Europas. – Hamburg & Berlin: Paul Parey.
VOGEL, R. 1924. Dermacentor reticulatus F. in Württemberg. – Zbl. Bakt., I. Abt. Orig. 93, 380.
WILKINSON, P. R. 1953. Observations on the sensory physiology and behaviour of the cattle tick, Boophilus microplus (Can.) (Ixodidae). – Aust. J. Zool. 1, 345–356.
WILKINSON, P. R. 1967. The distribution of Dermacentor ticks in Canada in relation to bioclimatic zones. – Canad. J. Zool. 45, 517–37.
WRANGEL, H. von 1939. Beiträge zur Biologie der Rötelmaus Clethrionomys glareolus Schreber. – Z. Säugetierk. 14, 52–53.
WRIGHT, J. E. 1969. Photoperiodic induction of diapause in larvae of the winter tick, Dermacentor albipictus. – Ann. ent. Soc. Amer. 62, 285–287.
YASHKUL, V. K. 1960. The cause of summer inactivity in the sexually mature Dermacentor marginatus Sulz. – Zool. Zh. 39, 45–52.
ZDRODOVSKIJ, P. F. & GOLINEVIC, H. M. 1966. La rickettsiose à tiques d'Asie. – Bull. Org. mond. Santé 35, 105–109.

CURRICULUM VITAE

Am 24. Februar 1944 wurde ich als Sohn des Max und der Trudi Immler-Steiner in Basel geboren. Ich durchlief die Primarschule und das Mathematisch-Naturwissenschaftliche Gymnasium in Basel, wo ich 1963 die Maturitätsprüfung bestand. Im gleichen Jahr immatrikulierte ich mich an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel für das Studium der Zoologie im Hauptfach, Chemie, Botanik und Bakteriologie-Hygiene im Nebenfach.

Ich besuchte Vorlesungen und Kurse der Herren Dozenten A. Aeschlimann, H. Annaheim, H. Erlenmeyer, S. Fallab, E. Flückiger, T.A. Freyvogel, M. Geiger-Huber, R. Geigy, C. Grob, L. Jenny, E.M. Lang, H. Löffler, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reiff, W. Roth, R. Schenkel, P. Schmid, W. Stingelin, C. Tamm, J. Tomcsik und H. Zoller.

Seit Mai 1967 war ich Doktorand am Schweizerischen Tropeninstitut, wo die vorliegende Dissertation unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Aeschlimann und Herrn Prof. Dr. R. Geigy entstand. Von März bis November 1968 unterbrach ich mein Studium, um als Assistent von Herrn Prof. Dr. R. Schenkel am World-Wildlife-Fund-Projekt zur Abklärung der Situation des gefährdeten Java-Nashorns in «Udjung Kulon» (Indonesien) mitzuarbeiten. In den Jahren 1970 und 1971 war ich als Halbtagsassistent am Schweizerischen Tropeninstitut tätig.